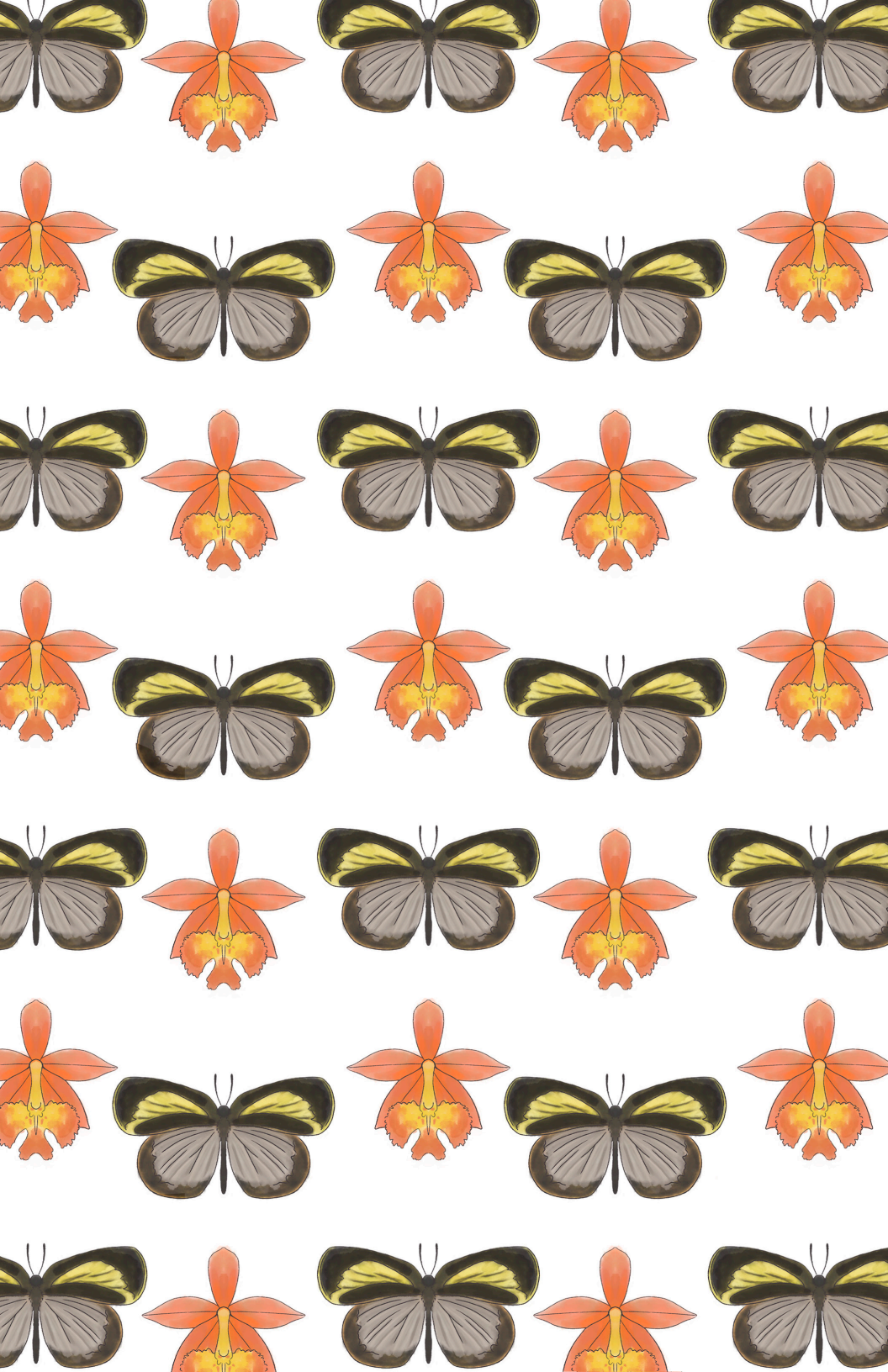


Adam P. Karremans

# *Las Orquídeas y su Polinización*



Ilustrado por  
Joan Manuel Ramírez



ADAM P. KARREMANS

Las Orquídeas  
y su  
Polinización

basado en:

DEMYSTIFYING ORCHID POLLINATION:  
STORIES OF SEX, LIES AND OBSESSION

ilustrado por:

JOAN MANUEL RAMÍREZ



Textos © Adam P. Karremans

Ilustraciones © Joan Manuel Ramírez

Todos los derechos reservados.

Se ha hecho una revisión meticulosa de la precisión de la información ofrecida en este libro. Sin embargo, el autor no se hace responsable por acciones que resulten del uso de la información que aquí se provee. Este libro contiene las opiniones del autor, y no necesariamente reflejan las de las instituciones con las que está vinculado.

Publicado por primera vez el 31 de diciembre 2024 por Adam P. Karremans en Turrialba, Cartago, Costa Rica.

ISBN 978-9930-00-031-1

Disponible a través de la página <https://www.adamkarremans.com/>

Cita: Karremans, A.P. 2024. *Las Orquídeas y su Polinización*. Turrialba, Cartago, Costa Rica, 162 pp.

Diseño: Adam P. Karremans & Nohely Sandí

Diagramación: Adam P. Karremans

Producción: Adam P. Karremans

Traducción: OpenAI, con correcciones del autor, basado en el libro *Demystifying Orchid Pollination* con autorización de Royal Botanic Gardens, Kew.

Portada frontal: El colibrí *Amazilia tzacatl* (rufous-tailed hummingbird) visitando las flores de *Arpophyllum giganteum*, © Joan Manuel Ramírez.

Portada trasera: *Ophrys speculum* siendo polinizada por una abeja a través de pseudocopulación, © Joan Manuel Ramírez.

*Este libro te lo dedico a vos,  
a la carga en la memoria,  
al silencio, la apatía,  
a la desidia en tu devoción.*

*Hombre*

*Soy hombre, he nacido,  
tengo piel y esperanza.  
Yo exijo, por lo tanto,  
que me dejen usarlas.  
No soy dios: soy un hombre  
(como decir un alga).  
Pero exijo calor en mis raíces,  
almuerzo en mis entrañas.  
No pido eternidades  
llenas de estrellas blancas.  
Pido ternura, cena,  
silencio, pan, casa...*

*Soy hombre, es decir,  
animal con palabras.  
Y exijo, por lo tanto,  
que me dejen usarlas.*

JORGE DEBRAVO

## Una Canción

E

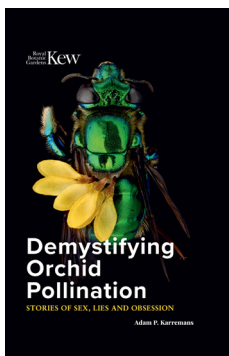
sta obra está basada en el libro *Demystifying Orchid Pollination: Stories of Sex, Lies and Obsession* publicado por el autor en 2023 bajo el sello editorial del Real Jardín Botánico Kew. Su objetivo es de llenar el vacío que existe de literatura sobre la polinización de orquídeas en idioma

Español. No se trata de una traducción exacta del libro original, sino un extracto, con algunas reinterpretaciones. Para mayor información y profundidad sobre cada uno de los temas discutidos se recomienda al lector consultar la publicación original.

Este libro no busca reducir la mística detrás de la reproducción de las orquídeas, sino que busca revelar sus extraordinarios mecanismos. Las orquídeas siguen siendo uno de los organismos más asombrosos de la naturaleza, y este libro explora sus ingeniosas estrategias de polinización, con el objetivo de despertar curiosidad y asombro. A lo largo de los años, han surgido muchas afirmaciones sobre la polinización de las orquídeas: algunas ciertas, otras medias verdades y otros mitos, repetidas tantas veces que se toman como hechos. Este libro describe las diversas estrategias de polinización para las que hay evidencia en la familia Orchidaceae, desde las más conocidas hasta las menos comunes. Aunque se utilizan metáforas como “estrategia” o “descubrir”, no implican intención o conciencia de las plantas; las adaptaciones son maravillas de la evolución darwiniana.

Aunque queda mucho por descubrir sobre la reproducción de las orquídeas, la presente obra busca responder algunas de las preguntas que muchos de nosotros quizás nos hemos hecho, al mismo tiempo que aspira a inspirar preguntas completamente nuevas, invitando a los lectores a explorar estas complejas interacciones entre plantas y animales. Dividido en siete capítulos, el libro presenta historias independientes sobre mecanismos específicos, mitos o estrategias destacadas, y cada capítulo está acompañado de acuarelas que buscan ilustrar algunas de las historias.

Este libro, aunque basado en evidencia científica, está escrito con miras a atender a un público más general. Tanto aficionados como profesionales encontrarán un fascinante viaje al mundo de las orquídeas a través de estas páginas. Fiel al estilo de *Demystifying Orchid Pollination*, cada historia en *Las Orquídeas y su Polinización* toma prestado el nombre de una canción. No sólo es un tributo a los artistas citados en los Agradecimientos, sino que los relatos de alguna forma nos hacen compañía conforme avanzamos en estas páginas, en lo que se puede considerar como una historia paralela. El libro resulta entonces de creatividad literaria, transmutada por inteligencia artificial, y salpicada de arte, poesía y música. Espero lo disfruten tanto como yo.



### **Demystifying Orchid Pollination: Stories of Sex, Lies and Obsession**

Adam P. Karremans, 2023, Royal Botanic Gardens Kew. 440 pps, hardcover, 16 x 24 cm, 1.2 kg, ISBN 978-1-84246-784-8.

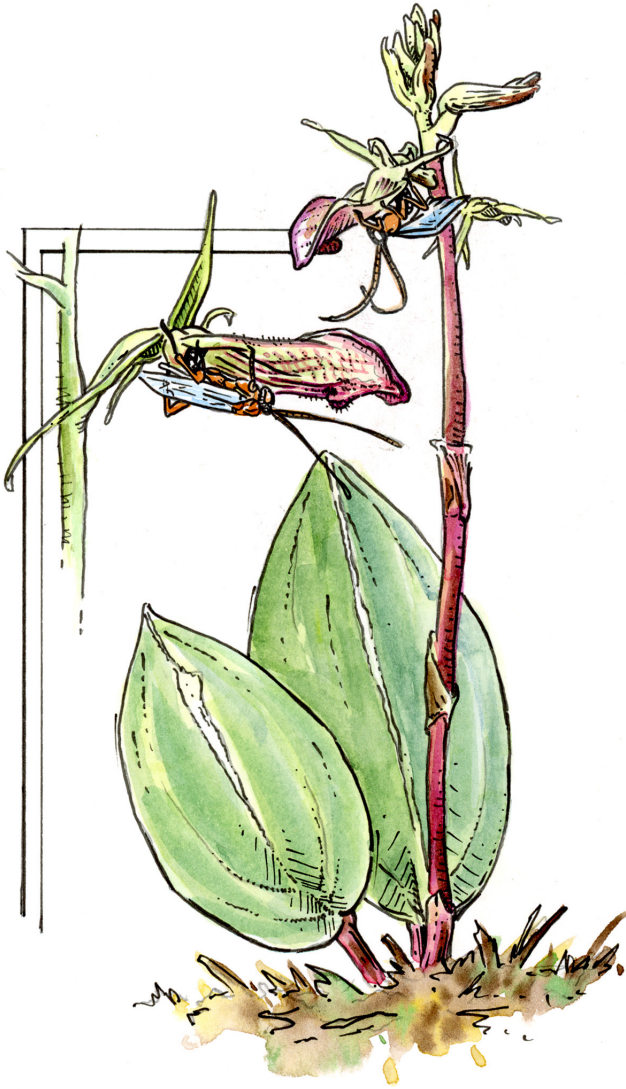


*Las Orquídeas*  
*y su*  
*Polinización*

# ***Capítulo 1***

## ***La Trama***

Antes de adentrarnos en el tema principal de este libro —los secretos de la polinización de las orquídeas—, repasemos algunos conceptos básicos requeridos para el mejor entendimiento del mismo. En este capítulo introductorio, primero recorreremos un breve panorama histórico de la ciencia de la polinización de orquídeas, seguido de una descripción de la flor de la orquídea y sus partes, y cerramos con las teorías sobre los síndromes florales y los mecanismos de polinización en las orquídeas.



**Figura 1.** *Cryptostylis* es una extraordinaria orquídea terrestre de Australia cuyas flores son polinizadas por medio de engaño sexual. En esta inusual estrategia, los machos de la avispa *Lissopimpla* eyaculan sobre las flores durante el proceso de polinización.

## 1.1

### *Libre Sentimiento*



El estudio de la polinización de orquídeas tiene una historia literaria relativamente corta. En sus inicios, la documentación de estas interacciones ha sido limitada debido al enfoque en la clasificación de las plantas y su utilidad para los seres humanos. El punto de inflexión se da con una publicación de Christian Konrad Sprengel sobre el secreto de la estructura y fertilización de las flores, publicado en 1793. Sprengel examinó sistemáticamente las estrategias de polinización, proponiendo que las flores activamente atraían a sus polinizadores. Sus ideas, radicales en esa época, tenían implicaciones muy importantes, e inicialmente hubo escepticismo, con botánicos dudando que las orquídeas dependieran directamente de los polinizadores para su fertilización. Esto cambió drásticamente con la publicación del libro *On the Various Contrivances by which British and Foreign Orchids are Fertilised by Insects* por el famoso naturalista Charles Darwin, en 1862. El libro de Darwin sentó las bases para entender los complejos mecanismos que las orquídeas emplean para atraer y manipular polinizadores.

A mediados del siglo XX, investigadores como Cal Dodson y Robert Dressler continuaron el legado de Darwin, liderando estudios sobre orquídeas tropicales. Dodson, fascinado por la diversidad de las orquídeas andinas, contribuyó significativamente a la botánica ecuatoriana y peruana, mientras que Dressler centró su trabajo en las intrincadas relaciones entre

las abejas Euglossini y las orquídeas, especialmente en México, Costa Rica y Panamá. Sus investigaciones produjeron obras fundamentales como *Orchid Flowers: Their Pollination and Evolution*, publicado en 1966, que ofreció ideas sin precedentes sobre la polinización de las orquídeas tropicales. Estos estudios revelaron estrategias asombrosas, incluyendo orquídeas que imitan arañas, orquídeas que emiten feromonas para atraer abejas y orquídeas que imitan materia en descomposición para atraer moscas.

A pesar de estos avances, la investigación sobre polinización sigue estando desproporcionadamente enfocada en las orquídeas terrestres de zonas templadas. Obras como *The Flower of the European Orchid* (2011) de Claessens y Kleynen, y *An Enthusiasm for Orchids* (2006) de Alcock, destacan la riqueza del conocimiento sobre estas plantas. Sin embargo, las orquídeas epífitas tropicales, que representan gran parte de la diversidad de la familia, siguen siendo poco estudiadas y mal representadas en la literatura científica. Esta brecha se agrava por las políticas de las revistas científicas, que favorecen investigaciones experimentales en ambientes controlados sobre los estudios descriptivos de campo. Este libro busca abordar este desequilibrio al centrarse en las orquídeas neotropicales, informado por observaciones directas en el campo. Las orquídeas tropicales ofrecen un vasto abanico de interacciones inexploradas, moldeadas por condiciones ecológicas únicas y presiones evolutivas. El trabajo fundamental de Dodson y Dressler demuestra la importancia de la investigación paciente basada en un observación en campo para descubrir estas complejidades.

La ecología de las orquídeas, como gran parte de la ciencia, depende de la acumulación de observaciones a lo largo del tiempo. Pioneros como Sprengel, Darwin y Wallace, y más tarde Dodson y Dressler, son ejemplos de este enfoque, dedicándose a un meticuloso trabajo de campo. Su perseverancia nos permitió construir una comprensión más profunda de las relaciones entre las orquídeas y sus polinizadores. Hoy en día, a medida que la investigación ecológica enfrenta presiones para obtener resultados rápidos, su legado nos recuerda el valor insustituible de los estudios observacionales que requieren tiempo para desentrañar los intrincados diseños de la naturaleza, añorando el sentimiento de libertad de los observadores de antaño.

## 1.2

### *La Soledad*

E

En su obra *The Picture of Dorian Gray*, el famoso poeta y escritor Oscar Wilde describió a las orquídeas como metáforas monstruosas de sutil color. Wilde estaba fascinado por la exótica belleza de las orquídeas. Sin embargo, a diferencia del arte puramente estético que él defendía, las flores de las orquídeas combinan belleza con propósito. Su diseño intrincado refleja una evolución orientada a la funcionalidad, convirtiéndolas en un maravilloso ejemplo de arte y ciencia. A veces olvidamos que las flores no están hechas para incitar las emociones humanas, y más bien tienen una función muy propia en la atracción de polinizadores, garantizar el éxito reproductivo de la planta y ultimadamente perpetuar la especie.

Con aproximadamente 30.000 especies conocidas hasta el momento, las orquídeas representan el 10 % de todas las plantas con flores sobre la tierra. Esto es una cifra asombrosa que subraya su ubicuidad y diversidad. Más allá de las especies, la familia incluye innumerables híbridos, subespecies y variedades, que contribuyen a cientos de miles de variaciones florales adicionales. Además, se descubren y describen entre 150–200 nuevas especies de orquídeas anualmente, especialmente en los remotos bosques tropicales de América Latina. Esta diversidad aparentemente infinita cautiva a los entusiastas, ya que no hay dos especies de orquídeas con flores exactamente iguales.

A pesar de sus variaciones, todas las orquídeas comparten una estructura floral común: tres sépalos exteriores y tres pétalos interiores, uno de los cuales forma el labelo (o labio). Este pétalo único a menudo define la simetría bilateral de la orquídea, distinguiéndose de las flores con simetría radial, como las margaritas. Debajo de los segmentos florales se encuentra el ovario, que se convierte en fruto tras la fertilización. Las estructuras reproductivas de las orquídeas están fusionadas en una columna central que alberga polinarios, paquetes de polen diseñados para una polinización precisa.

Los polinarios de las orquídeas varían en composición y estructura, reflejando diversos avances evolutivos. Las orquídeas que derivan de linajes considerados “primitivos”, como la vainilla, producen polen granular, mientras que las orquídeas más avanzadas poseen polinarios altamente especializados con estructuras accesorias como caudículas, estipes y viscidios. Estas estructuras accesorias garantizan que todo el polen sea transferido de manera eficiente en una sola visita, una característica distintiva de la polinización de orquídeas. Sorprendentemente, por medio de los rasgos de los polinarios se pueden identificar especies de orquídeas, ayudando a los investigadores a estudiar las interacciones entre polinizadores y orquídeas.

Más allá de su ingenio estructural, las orquídeas tienen un profundo impacto en la cultura humana. Las flores simbolizan el romance, la renovación y la conexión emocional. Adornan nuestros hogares, celebran eventos importantes y ofrecen consuelo en la pérdida, nos pueden aliviar los momentos de soledad y tristeza. Sin embargo, su belleza tiene un propósito más allá de la admiración humana. Los rasgos que consideramos atractivos —simetría, colores vibrantes y aromas exóticos— están intrincadamente vinculados a su supervivencia, atrayendo polinizadores y asegurando su reproducción.

Este libro profundiza en la interacción entre la belleza y la funcionalidad en las orquídeas, explorando cómo sus extraordinarias adaptaciones ejemplifican el genio evolutivo del mundo natural. Su atractivo, aunque nos inspira, es en última instancia un testimonio de su estrategia de supervivencia. Las orquídeas nos recuerdan que la línea entre función y belleza en la naturaleza a menudo está maravillosamente difuminada.



### 1.3

## *Hoja en Blanco*

Las flores son increíblemente diversas, pero existen ciertos patrones que son recurrentes en ellas. Esta combinación de patrones semejantes se conoce como síndromes de polinización y pueden aparecer en plantas que no están necesariamente emparentadas. Estos síndromes, definidos por características de las flores como el color, la forma y los aromas, reflejan adaptaciones a polinizadores específicos como abejas, polillas, moscas o aves. Aunque útiles para hacer algunas predicciones, los síndromes de polinización generalmente representan una simplificación excesiva de las complejas relaciones evolutivas entre las flores y sus polinizadores.

En las orquídeas, los síndromes como la melitofilia (polinización por abejas) y la ornitofilia (polinización por aves) son comunes, pero la diversidad de adaptaciones de estas plantas a menudo rompe con los esquemas. Por ejemplo, las orquídeas polinizadas por abejas pueden carecer de los rasgos esperables para este síndrome, como lo son la simetría bilateral y las guías de néctar. Por otro lado, las orquídeas polinizadas por moscas son frecuentemente asociadas al síndrome de la saptromiofilia (imitación de sustancias en descomposición), sin embargo, estas flores pueden presentar una amplia gama de características, desde olores pútridos hasta aromas dulces, y nectarios bien desarrollados. Estos son solo algunos ejemplos que desafían el poder predictivo de los síndromes de polinización.

Las excepciones no son anomalías poco frecuentes en la familia Orchidaceae, sino algo relativamente común. Por ejemplo, los colibríes pueden visitar orquídeas con rasgos tradicionales de polinización por aves (flores rojas o púrpuras, brillantes y tubulares) y al mismo tiempo polinizar flores pálidas que se asemejan a síndromes de polinización por polillas. De manera similar, orquídeas como *Vanilla pompona* y *Catasetum maculatum*, tienen morfologías florales totalmente diferentes debido a que tienen distintos mecanismos de polinización, y aún así sabemos que comparten la misma especie de abeja como polinizador.

Para comprender la evolución floral en las orquídeas, es necesario considerar tres factores clave: la historia evolutiva (predisposición genética), el grupo de polinizadores (tipo de visitante floral) y el mecanismo de polinización (comportamiento específico del animal que la flor explota). Estos factores se entrelazan para moldear las características florales. Por ejemplo, en Sudáfrica, las orquídeas polinizadas por la abeja recolectora de aceite *Rediviva peringueyi* comparten rasgos florales similares debido a que además de un mecanismo de polinización compartido, son orquídeas que genéticamente están muy cercanamente emparentadas. Cuando uno o dos de estos factores no son compartidos, generalmente obtenemos flores que no son tan similares como podríamos suponer.

Las orquídeas emplean dos estrategias principales: recompensa y engaño. Las flores que utilizan la recompensa ofrecen néctar u otros beneficios a los polinizadores a cambio de sus servicios, mientras que las flores engañosas imitan otras fuentes que ofrecen recompensas como alimento, pareja o refugio, pero no proporcionan beneficios reales. Algunas orquídeas incluso combinan estas estrategias para atraer a una variedad de polinizadores, asegurando su éxito reproductivo. Esta compleja interacción de rasgos florales especializados, comportamientos de los polinizadores y presiones evolutivas revela las limitaciones de los síndromes de polinización cuando se interpretan de forma muy rígida.

Cada flor de orquídea, con su forma, patrones de colores, y aromas, representa una verdadera hoja en blanco metafórica sobre funcionalidad en la interacción con los visitantes florales y, en especial, sus polinizadores.

Para verdaderamente comprender sus notables adaptaciones, debemos ir más allá de las categorías generales y examinar cómo interactúan las flores con sus visitantes. En los próximos capítulos, exploraré los mecanismos de engaño y recompensa que emplean las orquídeas para asegurar la polinización, pasando por las áreas grises de flores que no parecen ser ni uno ni otro. Así, tendremos una visión más amplia de una de las relaciones más intrincadas de la naturaleza.



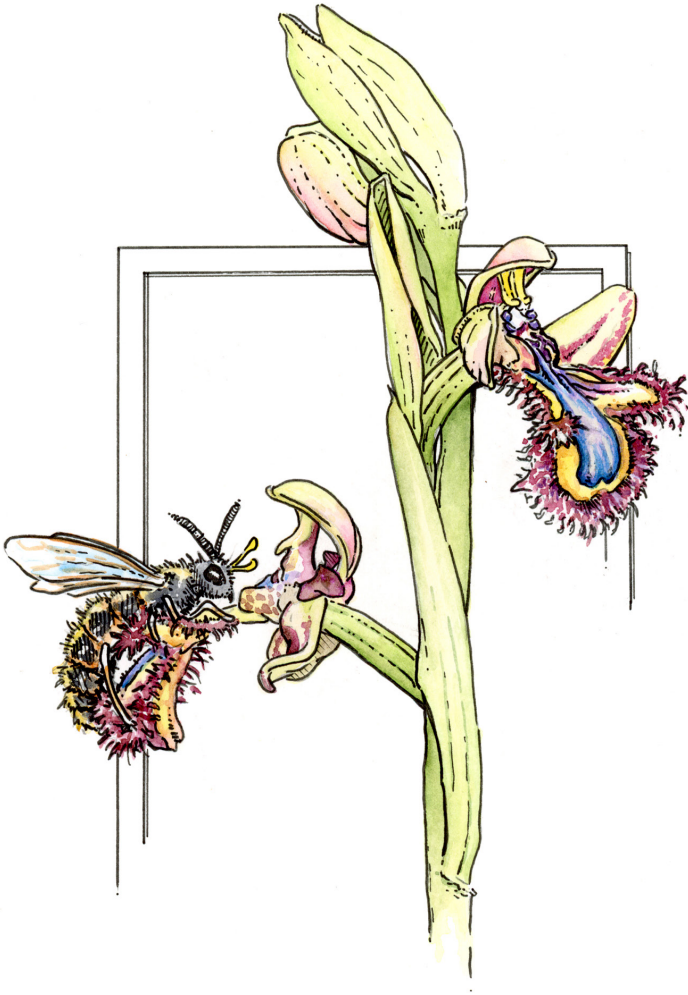
# ***Capítulo 2***

## ***El Engaño***

El concepto de polinización mediante engaño, propuesto por Christian Konrad Sprengel en 1793, ha sido controvertido desde sus inicios. Sprengel observó que las flores atraen polinizadores usando néctar oculto, patrones de color y fragancias, activamente engañan a los insectos mediante señales falsas. Aunque sus ideas fueron rechazadas en su tiempo, hoy se consideran fundamentales.

Charles Darwin reconoció el trabajo de Sprengel, pero dudaba que las orquídeas engañaran a los insectos. Sin embargo, estudios posteriores confirmaron que muchas orquídeas y otras plantas engañan a los polinizadores, explotando comportamientos preexistentes. Se conocen dos grandes grupos de estrategias de engaño: sexual, donde las flores imitan señales de apareamiento, y alimenticia, que simula fuentes de alimento.

El engaño floral, particularmente común en las orquídeas, incluye categorías como imitación de flores que ofrecen recompensas, sitios de cría y comportamientos territoriales. Este fenómeno revela que las plantas no son pasivas, sino competitivas, utilizando estrategias complejas para sobrevivir y reproducirse. A pesar de dudas persistentes, hay pruebas abrumadoras de que el engaño es clave en la evolución de las orquídeas y otras plantas con flores.



**Figura 2.** La extraña *Ophrys speculum* es una de las orquídeas sobre las que Pouyanne originalmente postuló su hipótesis de polinización por engaño sexual, en la cual la flor estimula la copula de machos por medio de la imitación de señales visuales, táctiles y, especialmente, químicas.

## 2.1

### *Estrechez de Corazón*

**L**a estrategia de polinización de las orquídeas que pertenecen al género *Ophrys* representa un ejemplo fascinante de engaño sexual. Este tipo de engaño suena como algo más antropogénico que propio del reino vegetal, y sin embargo hay orquídeas especializadas en el fraude sexual. Estas orquídeas imitan la apariencia, el olor y la textura de las hembras de insectos para engañar a los machos —son exclusivamente los machos que son engañados de esta manera, por supuesto— y hacer que intenten copular con ellas. A este comportamiento se le conoce como pseudocopulación. En el proceso engañoso, los machos transfieren inadvertidamente el polen de una flor a otra mientras intentan copular, haciendo que la planta se fertilice.

Este mecanismo tan inusual de polinización fue documentado por primera vez por Maurice-Alexandre Pouyanne a principios del siglo XX. Las observaciones de Pouyanne se centraron en *Ophrys speculum*, una especie que imita a la hembra de una especie particular de avispa, *Dasyscolia ciliata*. A través de su investigación, Pouyanne demostró que los machos de esta especie eran atraídos por las flores tanto por su parecido visual con una hembra de avispa como, y de manera más crucial, por su aroma. Las flores emiten compuestos volátiles que imitan las feromonas de las hembras de avispa, lo que provoca que los machos intenten copular con el labio de la flor, mientras recogen y depositan el polen.

Los hallazgos de Pouyanne fueron revolucionarios, aunque inicialmente fueron recibidos con escepticismo. Él confirmó que las señales visuales, táctiles y, especialmente, químicas eran esenciales para engañar a los insectos. Por ejemplo, descubrió incluso que si se alteraba o se escondía la apariencia física de la flor, los machos seguían intentando copular con la flor si las señales químicas permanecían intactas.

Este tipo de imitación sexual no es exclusivo de las orquídeas *Ophrys*; también se encuentra en algunas otras familias de plantas. Sin embargo no hay ningún otro grupo de plantas en las que esta estrategia es tan común y diversa como en las orquídeas. En particular las especies del género *Ophrys*, son famosas por la diversidad de polinizadores que atraen a través del engaño. Los insectos machos involucrados son a menudo altamente específicos de cada especie de *Ophrys*. Por ejemplo, mientras que *O. speculum* atrae avispas, otras especies del género pueden atraer abejas o moscas, cada una con señales de feromonas distintas.

Las señales químicas están tan afinadas que las orquídeas *Ophrys* producen una mezcla única de compuestos para cada especie. Los insectos machos las reconocen y responden como si estuvieran acercándose a una hembra de su propia especie. Curiosamente, las flores no solo imitan el aroma, sino también la forma y el color de la hembra del insecto, lo que aumenta aún más su atractivo engañoso. El resultado de este engaño es un sistema de polinización altamente especializado que ha impulsado la evolución y diversificación de las orquídeas *Ophrys*. Al explotar los comportamientos naturales de cortejo de los insectos machos, las orquídeas aumentan sus posibilidades de reproducción exitosa. Además, la capacidad de las orquídeas de variar sus señales químicas de flor en flor fomenta que los machos busquen individuos diferentes, lo que ayuda a prevenir la endogamia y favorece la especiación.

Las *Ophrys* han desarrollado una estrategia notable de imitación sexual que depende de una combinación única de señales visuales, táctiles y químicas para engañar a los insectos y lograr que las polinicen, asegurando su supervivencia y reproducción. Cuando hablamos de amor en las plantas ciertamente debemos olvidarnos de la estrechez rutinaria humana.



## 2.2

### *Cita a Ciegas*

**D**arwin describió alguna vez a Australia como aburrida. Pero su extraordinaria biodiversidad, incluyendo las estrategias de polinización de engaño sexual de las orquídeas de la tribu Diurideae, revelan un mundo fascinante que sin duda el naturalista Inglés habría admirado. Entre estas orquídeas, el género *Drakaea*, conocidas como orquídeas martillo, es especialmente intrigante. Estas plantas han evolucionado para imitar la apariencia y las feromonas de avispas del género *Zaspilothynnus* para que los machos intenten copular con sus flores. Este engaño es tan preciso que asegura la polinización mientras el macho interactúa con el labio articulado de la flor, transfiriendo polen cuando intenta despegar.

Este grupo de avispas, polinizadoras clave para muchas orquídeas australianas, exhiben comportamientos de apareamiento únicos. Los machos localizan a las hembras siguiendo rastros de feromonas. Las hembras carecen de alas y se posan sobre la vegetación, al encontrarlas, los machos las llevan en el aire para copular. Las *Drakaea* explotan este comportamiento al imitar no solo las señales químicas de las hembras, sino también su apariencia física y postura típica sobre hojas de hierba. Experimentos de campo demuestran la eficacia de este mimetismo: los machos son atraídos a las flores en cuestión de segundos, procuran hacerse del labio de la flor creyendo que se trata de una hembra, y, en lugar de copular, polinizan las flores.

El género *Drakaea* no está solo en el uso del engaño sexual. Muchas orquídeas de la tribu Diurideae han evolucionado de manera independiente para engañar a sus polinizadores, basándose en señales químicas y visuales específicas. Las orquídeas *Chiloglottis*, por ejemplo, producen imitaciones de feromonas que pueden interferir con la reproducción de las avispas hembras al distraer a los machos. Esta interacción genera fuertes presiones selectivas: los polinizadores se adaptan para evitar a las orquídeas engañosas, mientras que las orquídeas responden perfeccionando su mimetismo.

Uno de los ejemplos más extremos de engaño sexual ocurre en *Cryptostylis*. Estas orquídeas no solo imitan a las avispas hembras, sino que también inducen a los machos a eyacular mientras las polinizan. Aunque el desperdicio de esperma es raro entre las orquídeas engañosas, es común en *Cryptostylis*, ocurriendo en aproximadamente el 70 % de las interacciones. Esto plantea una paradoja interesante sobre cómo una estrategia evolutiva así puede persistir en el tiempo. La respuesta radica en la naturaleza haplodiploide de la reproducción de las avispas, donde las hembras pueden producir descendencia sin ser fertilizadas por un macho. Cuando no son fertilizadas, las hembras producen machos; cuando son fertilizadas, producen hembras. Esto asegura que las poblaciones de polinizadores se mantengan estables, ya que el desperdicio de esperma en las orquídeas en realidad provoca un aumento en la cantidad de machos en la población, y aumenta la competencia entre los machos, aumentando también la posibilidad de que también visiten las orquídeas. Mientras tanto, los machos que aprenden a evitar a las flores de *Cryptostylis*, y por tanto sí logran fertilizar avispas hembras, no transmiten este conocimiento a su descendencia porque las hembras fertilizadas solo engendran hembras.

Estas extraordinarias interacciones son un ejemplo de la carrera evolutiva entre las orquídeas y sus polinizadores, donde cada uno se adapta para superar al otro. Las orquídeas perfeccionan su mimetismo para engañar a polinizadores cada vez más cautelosos, mientras que los polinizadores deben equilibrar las respuestas rápidas hacia posibles parejas con la necesidad de evitar los engaños de las orquídeas. Esta dinámica destaca la extraordinaria complejidad y creatividad de la evolución en acción.

## 2.3

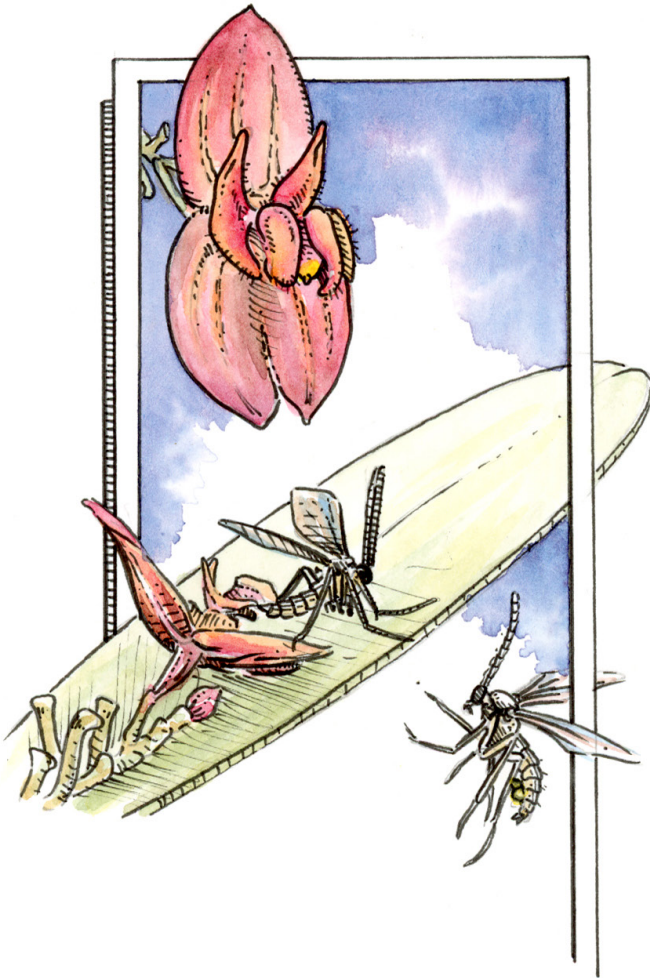
### *Voy por Ella*

E

l engaño sexual en orquídeas se asoció históricamente únicamente con especies de orquídeas terrestres polinizadas por abejas y avispas solitarias del viejo mundo. Sin embargo, en la década de 1960, se extendió este concepto a orquídeas epífitas del Nuevo Mundo, inicialmente al género *Telipogon*.

Estas orquídeas, endémicas de las montañas de América tropical, destacan por su asombroso mimetismo floral. Sus flores son llamativas, con pétalos amarillos brillantes adornados con rayas rojizas y un centro oscuro y peludo que imita a una mosca taquínida hembra. Este mimetismo, reforzado por señales químicas, atrae a los machos. Estudios de campo en Perú, confirmaron esta estrategia de polinización. Los investigadores observaron que los machos se acercan a la flor, y, confundiéndola con una hembra, van por ella. Su comportamiento precopulatorio —agarrar e intentar levantar la flor— resulta en la transferencia de polen. Aunque el macho falla en copular y debe buscar otra pareja, la orquídea logra su objetivo de ser polinizada.

Agregando otra capa de engaño, los *Telipogon* pueden imitar las flores de margaritas donde las moscas taquínidas se alimentan y localizan parejas. El contraste entre el color amarillo de la margarita y la mosca mejora la capacidad de localización de los machos. Al replicar tanto a la mosca como el lugar de alimentación, *Telipogon* aumenta su éxito reproductivo. Estas interacciones siguen siendo poco exploradas, dejando aún mucho por descubrir.



**Figura 3.** *Lepanthes sabinadaleana*, y posiblemente la mayoría de especies del género, es polinizada por mosquitos de la familia Sciaridae que intentan copular con las flores fijando sus genitales a un apéndice de la flor.

## 2.4

### *Anónimos*

E

n 1999, Mario Blanco, trabajando en el Jardín Botánico Lankester en Costa Rica, conoció a Gabriel Barboza, un experimentado guía naturalista, quien le mencionó que había observado polinizadores visitando flores de *Lepanthes* en su jardín. Intrigado, Mario viajó a Monteverde, donde él y Gabriel observaron un pequeño mosquito del orden Sciaridae intentando copular con un *Lepanthes*. Mario y Gabriel documentaron en ese momento el primer caso de pseudocopulación en el género *Lepanthes*, marcando un avance en la comprensión de cómo se polinizan estas orquídeas neotropicales.

Hoy en día, se sabe que el engaño sexual está presente en al menos una docena de especies de *Lepanthes*, y probablemente sea común en todo el género, que cuenta con más de 1.200 especies. Esto convierte a *Lepanthes* en el género de plantas con engaño sexual más diverso del mundo, desafiando las suposiciones previas que indicaban que el engaño sexual era más común en orquídeas de zonas templadas, y sugiriendo que en realidad es más prevalente en orquídeas epífitas tropicales polinizadas por moscas.

Lo sorprendente de *Lepanthes* es que sus flores no se asemejan a los insectos que las polinizan. Las flores, a menudo son de color rojo brillante, naranja o amarillo, y su imitación de moscas hembras no es aparente. En lugar de una imitación visual, la clave del engaño es química: los mosquitos machos se sienten atraídos por el aroma de la flor e intentan copular

con el apéndice del labio de la flor, un pequeño lóbulo.

Curiosamente, las flores de *Lepanthes* florecen continuamente, con algunas plantas produciendo flores hasta por 60 semanas seguidas en ambientes controlados. A pesar de esto, los eventos de polinización son raros. Muchas especies de *Lepanthes* producen agallas, en lugar de frutos, inducidas por avispas parásitas que infectan los ovarios no fertilizados de la planta. Estas agallas contienen larvas de avispa, no semillas, lo que sugiere que la polinización por parte de los mosquitos no es frecuente. La falta de fructificación y los requisitos específicos de los árboles hospedadores contribuyen a la vulnerabilidad y rareza de las especies de *Lepanthes*.

La amplia distribución y diversidad del género puede explicarse por la especiación impulsada por la deriva genética, donde las bajas tasas de polinización y el limitado flujo genético conducen al aislamiento genético. Este proceso podría ser un factor clave en la radiación de las especies de *Lepanthes*. El mantenimiento del engaño sexual en el género también podría estar vinculado a rasgos inusuales en los Sciaridae, como la eliminación del genoma paterno, donde los mosquitos machos transmiten solo cromosomas maternos, lo que podría evitar la evolución de comportamientos de evasión.

Otras orquídeas también emplean engaño sexual, aunque no necesariamente se ven como insectos. Las orquídeas de los géneros *Mormolyca* y *Trigonidium*, por ejemplo, utilizan una estrategia similar y sus flores no se asemejan a sus polinizadores. En *Trigonidium*, las abejas son atraídas por un tubo floral, donde intentan copular y, en el proceso, polinizan la flor. De manera similar, las orquídeas *Disa* en Sudáfrica engañan a los machos de avispa no a través de una imitación visual, sino mediante señales ópticas, donde toda la inflorescencia imita la apariencia de una posible pareja.

A pesar de la variedad de estrategias de engaño sexual en las orquídeas, parece que la imitación química es el factor más crucial. Las feromonas en el aroma de estas flores son abrumadoras y juegan el papel principal en atracción de los polinizadores, más que cualquier señal visual o táctil. Aunque aún queda mucho por descubrir, el engaño sexual sigue siendo una de las estrategias de polinización más fascinantes y complejas en la familia de las orquídeas.

## 2.5

### *Nunca es Suficiente*

E

l género *Epidendrum*, con más de 2.400 especies, es uno de los más grandes de la familia Orchidaceae y de las plantas vasculares en general. Su diversidad y distribución en el neotrópico lo convierten en un elemento clave de los ecosistemas. Sin embargo, las estrategias de polinización de este género siguen siendo enigmáticas. Históricamente, se ha pensado que muchas especies de *Epidendrum* no producen néctar y dependen del engaño, específicamente del mimetismo batesiano, para atraer polinizadores como mariposas y polillas. Un ejemplo clásico es *Epidendrum radicans*, conocido por imitar las flores ricas en néctar de *Lantana camara* y *Asclepias curassavica*, plantas con las que a menudo comparte hábitat.

En 1980, estudios iniciales sugirieron que *E. radicans* imita las flores de *Lantana* y *Asclepias* para atraer mariposas como polinizadores, aprovechándose de su búsqueda de recompensas. Sin embargo, investigaciones posteriores han desafiado esta hipótesis, señalando que la coincidencia en la distribución y floración entre estas especies no siempre se cumple, y que *E. radicans* es igual de exitosa en áreas donde las supuestas plantas modelo están ausentes. Además, se observó que la densidad poblacional de *E. radicans* es considerablemente mayor que la de las plantas modelo, lo que contradice la teoría del mimetismo batesiano, que requiere que la especie que imitadora sea menos común que las especies que imita.

A medida que han avanzado los estudios, surgieron más complicaciones. Investigaciones recientes han encontrado que muchas especies de *Epidendrum*, previamente consideradas engañosas por la ausencia de néctar, en realidad secretan pequeñas cantidades de azúcares o residuos en sus nectarios. Aunque estos rastros son mínimos, podrían ser suficientes para mantener el interés de los polinizadores sin representar un gasto significativo para la planta. Esto plantea preguntas importantes: ¿es suficiente? ¿Constituyen estas pequeñas cantidades de néctar una recompensa genuina? O, ¿son simplemente un recurso engañoso diseñado para estimular el comportamiento de búsqueda del polinizador sin permitirle quedarse demasiado tiempo en la flor? Este tipo de estrategia podría favorecer la polinización cruzada al desalentar visitas repetidas a la misma planta.

La cuestión del mimetismo batesiano en *E. radicans* sigue sin resolverse. Aunque algunos estudios encontraron apoyo para esta hipótesis, otros señalaron que las mariposas no mostraban un aumento significativo en la remoción de polinarios cuando *E. radicans* crecía cerca de *Lantana* o *Asclepias*. A esto se suma el hecho de que las densidades de población de *E. radicans* son demasiado altas para ser consideradas coherentes con un sistema de mimetismo clásico.

Además, se pensaba que *Epidendrum* era mayormente polinizado por lepidópteros (mariposas y polillas), pero investigaciones recientes han demostrado que las moscas también desempeñan un papel importante en la polinización de las especies que pertenecen a este género. De las más de 2.400 especies de *Epidendrum*, solo cerca del 1 % han sido confirmadas como polinizadas por mariposas o pillas. Esto sugiere que aún hay mucho por descubrir en la polinización de las especies de este género. La polinización por moscas, o miófila, quizás sea más común de lo que se pensaba, y el uso de recompensas alimenticias en lugar de engaño podría estar más extendido en este género.

El caso de *E. radicans* es un reflejo de las grandes interrogantes que persisten en el estudio de la ecología de *Epidendrum*. Aunque hay evidencia de que utiliza estrategias engañosas, no se ha confirmado si imita específicamente a *Lantana* y *Asclepias*. Además, el hallazgo de rastros de

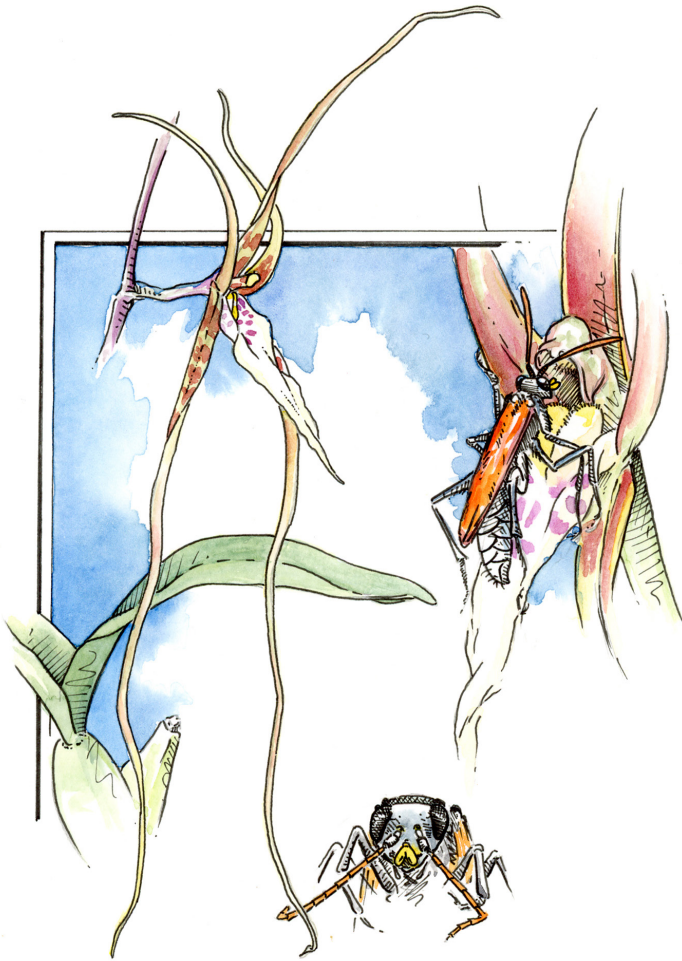


néctar en las flores del género plantea nuevas preguntas sobre la definición del engaño en las orquídeas. Algunas investigaciones sugieren que estas trazas de néctar podrían explotar los mecanismos neuronales de los insectos, provocando que perciban estas interacciones como recompensantes, aunque en esencia sean engañosas.

Por último, estos hallazgos destacan la necesidad de estudios más detallados sobre el comportamiento de los polinizadores al visitar las flores de *Epidendrum*. Solo observando directamente cómo interactúan los insectos con las flores se podrá determinar con certeza si son engañados o recompensados. Este tipo de investigaciones también permitirá comprender mejor cómo estas estrategias han contribuido al éxito evolutivo y a la diversificación de este enorme género.

En conclusión, el género *Epidendrum* es un ejemplo fascinante de la complejidad ecológica y evolutiva de las orquídeas. Las incógnitas que persisten en torno a su polinización no solo desafían las teorías existentes, sino que también abren nuevas puertas para explorar las intrincadas relaciones entre las plantas y sus polinizadores. A medida que se realicen más estudios, es probable que descubramos aún más sorpresas sobre este grupo extraordinario de orquídeas.





**Figura 4.** Las *Brassia* son polinizadas por grandes avispas cazadoras de arañas. Una hembra de *Pepsis atalanta* (Pompilidae) lleva un polinario de *B. arcuigera* en la cabeza después de haber inspeccionado brevemente esta engañosa flor en busca de néctar.

## 2.6

### *Flaca*

**C**onocidas como arañitas, las especies de *Brassia* deben su apodo a sus largos y delgados sépalos y pétalos que recuerdan de alguna manera las patas de una araña. Esta asociación llevó a una creencia persistente, pero incorrecta, de que estas orquídeas realmente imitan estos artrópodos para atraer avispas cazadoras de arañas como polinizadores. Según esta teoría, las avispas del género *Pepsis* (Pompilidae) que polinizan las *Brassia*, confunden las flores con tarántulas, intentarían paralizarlas y, en el proceso, transfieren el polen. Aunque esta idea se ha popularizado en la literatura botánica, investigaciones recientes demuestran que no es correcta.

Contrario a lo que se sospechaba, las flores de *Brassia* utilizan una estrategia de engaño alimenticio. Las avispas Pompilidae, como los *Pepsis*, tienen picos de actividad matutina dedicados a buscar néctar, inspeccionan el callo engrosado en la base del labelo de la flor de *Brassia*, esperando encontrar alimento. Aunque no lo hallan, la inspección es efectiva y terminan llevando el polinario en su cabeza antes de irse. Estas visitas son extremadamente breves, durando solo segundos, lo que puede explicar por qué documentar estas interacciones ha sido difícil.

Las *Brassia* no son las únicas orquídeas que utilizan a las avispas cazadoras de arañas como polinizadores. Varias plantas no relacionadas, como la orquídea sudafricana *Disa*, también dependen de las avispas Pomp-

ilidiae. A diferencia de *Brassia*, *Disa* ofrece néctar visible, lo que asegura que las avispas continúen visitando a pesar de interactuar con especies engañosas.

Curiosamente, el mimetismo de presas aparentemente sí ocurre en algunas orquídeas, aunque no en *Brassia*. La orquídea china *Dendrobium sinense* emite feromonas de alarma similares a las producidas por abejas para atraer avispas. Estas, al confundir el centro rojo de las flores con presas, las atacan brevemente y transfieren los polinarios. Este ejemplo demuestra cómo las orquídeas explotan relaciones complejas entre depredadores y presas para lograr la polinización.

Aunque las flores de *Brassia* no son imitadoras de arañas, su uso del engaño alimenticio resalta las adaptaciones sofisticadas que las orquídeas han desarrollado para garantizar su éxito reproductivo. La historia de las orquídeas araña ilustra cómo los mitos pueden influir en nuestra comprensión científica y la importancia de reevaluar teorías establecidas.



## 2.7

### *Cuantas Noches*

**D**arwin respetaba el meticuloso trabajo de Sprengel. Era un fiel creyente del rol que juegan los colores, las formas y los aromas de las flores en la atracción de polinizadores. Sin embargo, Darwin era escéptico respecto a la efectividad del engaño alimenticio como estrategia de polinización. Sprengel había postulado que algunas flores engañaban a los insectos advirtiendo recompensas que no ofrecen realmente. Darwin no lograba concebir que los insectos pudiesen caer en la trampa, “no puedo tragarme la creencia de tal picardía” le escribió a un colega. Darwin inspeccionó obsesivamente nectarios noche tras noche hasta el cansancio. “Estoy completamente desconcertado: he visto los nectarios hasta las 11:30 de la noche y todo tan seco como un hueso”, escribió sin darse por vencido. Pero el tiempo le daría la razón a Sprengel. La evidencia confirma que un tercio de las orquídeas utilizan estrategias engañosas para ser polinizadas. Estas estrategias han evolucionado múltiples veces entre las orquídeas, y hoy las orquídeas representan el 90 % de todas las plantas con polinización por engaño.

El engaño alimenticio en las orquídeas se clasifica en dos tipos principales. Se habla de engaño alimenticio generalizado cuando este se basa en rasgos florales genéricos, como colores brillantes, guías de néctar o aromas, para atraer polinizadores. Por otro lado, se habla de mimetismo floral batesiano implica imitar plantas específicas que producen néctar, de

manera tan convincente que los polinizadores no pueden distinguir entre ellas. La distinción entre ambas estrategias a menudo se difumina, y los casos comprobados de mimetismo batesiano son relativamente pocos.

*Calypso bulbosa* ejemplifica el engaño generalizado, dependiendo de polinizadores inexpertos como las reinas de abejorros recién emergidas. Al sincronizar su floración con la aparición de estas abejas, minimiza el impacto del aprendizaje de evasión del insecto. De manera similar, las orquídeas del género *Dactylorhiza* carecen de néctar, pero emplean llamativas variaciones florales y polimorfismo para atraer abejas inexpertas. La variación morfológica, así como los colores intensos de las flores, hace más difícil que los polinizadores asocien características específicas con la ausencia de recompensas, retrasando su aprendizaje.

Curiosamente, las orquídeas engañosas pueden beneficiarse de la proximidad a plantas con néctar, una teoría conocida como “especies imán”. Estas plantas atraen polinizadores, algunos de los cuales visitan inadvertidamente las flores engañosas. La variación floral también juega un papel crucial: especies como *Dactylorhiza maculata* presentan variaciones marcadas en el color de las flores, con formas amarillas y púrpuras coexistiendo en la misma población. Esta diversidad puede prevenir que los polinizadores aprendan a evitar formas específicas, aunque los mecanismos exactos aún son debatidos.

Las orquídeas engañosas generalmente producen menos frutos que las plantas que ofrecen recompensas, pero su estrategia reproductiva se centra en la calidad en lugar de la cantidad. El engaño fomenta la polinización cruzada, reduciendo la autopolinización y asegurando la diversidad genética. Además, el ahorro en la producción de néctar permite destinar recursos a otros aspectos reproductivos, como la producción de semillas de alta calidad en grandes cantidades. A pesar de las dudas de Darwin, las estrategias de polinización por engaño han demostrado ser efectivas y estables desde el punto de vista evolutivo. Las orquídeas nos enseñan que no es necesario producir grandes cantidades de descendencia para asegurar el éxito reproductivo; la calidad, la adaptabilidad y las estrategias a largo plazo son clave para su supervivencia.

## 2.8

### *Siguiendo la Luna*

**E**s una tarde fría y oscura en las montañas al sur de la ciudad de Cartago en Costa Rica. Estamos en plena temporada de lluvias, una noche húmeda, y sin luz de la luna, en el bosque oscurece temprano. Karen Gil, una de nuestras estudiantes de maestría, y yo estamos inspeccionando cuidadosamente las bases de los grandes árboles en busca de orquídeas. No es una orquídea cualquiera, estamos buscando plantas de *Dracula*. Pocas leyendas despiertan tanto nuestro miedo a la oscuridad como la de Drácula. La mera mención de este nombre nos transporta inmediatamente a un mundo impío de vampiros chupadores de sangre y maldad aterradora. En Latín, de donde proviene originalmente la palabra, drácula significa pequeño dragón, y es este significado el que utilizó el botánico Carlyle Luer al nombrar este género de orquídeas. Hay algo oscuro en las flores de *Dracula*, y pueden resultar tan tenebrosas como sugiere su nombre, estos pequeños dragones ciertamente tienen algo en común con el señor de las tinieblas.

Las *Dracula* son orquídeas endémicas de los bosques tropicales oscuros y húmedos de América. Además de tener un nombre tenebroso, son un ejemplo fascinante de mimetismo fúngico en la naturaleza. A diferencia de otras orquídeas vistosas, las plantas de *Dracula* crecen cerca de la superficie, sobre troncos cubiertos de musgo, produciendo extrañas flores péndulas que se suspenden volteadas hacia el suelo. Sus sépalos alargados parecen

colas, mientras que su labelo, con estructuras similares a laminillas y un olor a moho, imita hongos. Esta combinación de señales visuales y olfativas atrae a moscas drosófilas, como las de los géneros *Drosophila* y *Zygothrica*, que frecuentan hongos para alimentarse y reproducirse.

Estudios de campo han demostrado que *Dracula* comparte su hábitat con hongos del orden Agaricales, que atraen a las mismas especies de moscas. Investigaciones recientes confirmaron, mediante análisis genéticos, que las moscas que visitan las flores de *Dracula* y los hongos cercanos son genéticamente idénticas, y que efectivamente transportan los polinarios de las orquídeas. Aunque las moscas son atraídas por la apariencia y el olor fúngicos de las flores, rara vez depositan huevos, probablemente porque las flores carecen de las señales mecánicas necesarias para la oviposición.

Este fenómeno, conocido como “imitación de sitio de cría”, también se observa en plantas como las flores que imitan materia en descomposición para atraer polinizadores. La sapromiofila, un síndrome de polinización que involucra la imitación de carne o materia en putrefacción, es común en orquídeas como las del género *Bulbophyllum*. Por ejemplo, *B. lasianthum* utiliza flores rojizas y un olor fétido para atraer a moscas carroñeras (*Chrysomya megacephala*), que activa el mecanismo de inclinación en el labelo para transferir los polinarios. En casos extremos, como en *B. mandibulare*, las moscas incluso depositan larvas vivas en las flores, confundiendo las flores con carne en descomposición.

Las *Dracula*, sin embargo, destacan por su mimetismo fúngico, una estrategia única entre las orquídeas. Las moscas, atraídas por su parecido con hongos, inspeccionan las flores minuciosamente y transfieren polinarios sin recibir alimento ni un sitio viable para poner huevos. Este engaño garantiza la polinización cruzada, conservando la energía de la orquídea. La comparación entre las *Dracula* y las orquídeas sapromiófilas como *Bulbophyllum* resalta la creatividad evolutiva de las orquídeas para explotar nichos ecológicos. Desde la imitación de hongos hasta la de carne en descomposición, estas estrategias subrayan la extraordinaria diversidad de adaptaciones en las orquídeas, combinando señales visuales, olfativas y mecánicas para asegurar su supervivencia.



## 2.9

### *Un Buen Perdedor*

Las orquídeas zapatilla, como se lo conoce a las especies de los géneros *Paphiopedilum*, *Cypripedium* y *Phragmipedium*, representan un ejemplo extraordinario de cómo las plantas han evolucionado estrategias engañosas para asegurar su polinización. Estas orquídeas son conocidas por su labio en forma de saco, que actúa como una trampa natural. Los insectos que las visitan caen dentro de este saco y solo pueden salir por pequeñas aberturas laterales donde se encuentran las anteras, un diseño que garantiza la transferencia de polen. Sin embargo, el mecanismo requiere insectos de un tamaño preciso: si son demasiado pequeños, pueden escapar sin remover el polinario, mientras que los más grandes pueden quedar atrapados en la flor y morir.

Al estudiar estas flores, Darwin inicialmente creyó que la polinización ocurría a través de insectos que insertan sus largas lenguas al saco en busca de alimento. Un colega botánico le advirtió que estaba equivocado y fiel a su naturaleza curiosa, se propuso experimentar con abejas y moscas para entender el mecanismo de la flor. Uno a uno, Darwin introdujo a mano pequeños insectos vivos dentro del labio de una orquídea zapatilla, y efectivamente observó de primera mano como algunos insectos lograban arrastrarse a través de la flor de tal manera que transferían efectivamente el polen. Admitiendo haber perdido, Darwin aceptó el error y enmendó su

hipótesis, destacando la sofisticación evolutiva de las orquídeas zapatilla, que han perfeccionado sus mecanismos para optimizar la polinización. ¿Pero, cómo atraen las orquídeas zapatilla a sus polinizadores?

La respuesta es fascinante. En *Paphiopedilum rothschildianum*, la estrategia se basa en el engaño de sitio de cría, de una manera macabra. Estas flores imitan colonias de áfidos, engañando a las hembras de moscas sírfidas que depositan sus huevos cerca de estas colonias. Las larvas de sírfidos se alimentan de las colonias de áfidos, pero son ciegas, por lo que una colocación correcta del huevo es crítica. Al replicar las señales visuales y químicas de estos sitios de cría, las flores de *P. rothschildianum*, logran que las hembras embarazadas visiten las flores y coloquen sus huevos. Lo que inevitablemente causa la muerte de las larvas que nunca logran encontrar el alimento. Otras especies, como *P. villosum*, utilizan el engaño alimenticio al simular gotas de miel en el estaminodio, atrayendo a los insectos que intentan alimentarse y que, al hacerlo, transfieren polen.

El género *Cypripedium* ofrece otro ejemplo fascinante de mimetismo. *Cypripedium fargesii* y *C. lichiangense* imitan hojas infectadas por hongos, usando manchas oscuras y un olor similar a la descomposición para atraer a moscas. Por otro lado, en América Latina, *Phragmipedium longifolium* también engaña a las moscas sírfidas, que son atraídas por fragancias químicas emitidas por tricomas glandulares en las flores. Curiosamente, *C. subtropicum* combina engaño y recompensa al ofrecer “pelos alimenticios” ricos en nutrientes, una característica única entre las orquídeas zapatilla.

Las orquídeas zapatilla destacan como un ejemplo extraordinario de adaptación evolutiva. Desde imitar colonias de áfidos, hasta hojas en descomposición, y sitios de alimentación, estas plantas han perfeccionado el arte del engaño para sobrevivir y prosperar. Sus estrategias reflejan la complejidad de las interacciones entre plantas e insectos, revelando un mundo donde el engaño es una herramienta clave para el éxito reproductivo. Además de esto, las flores de *Phragmipedium longifolium* son auto-compatibles, lo que les permite reproducirse en condiciones desfavorables o cuando los polinizadores escasean, o cuando no hay oportunidades de cruzarse con otros individuos de *P. longifolium*.

## 2.10

### *Azul*

**L**as orquídeas australianas de los géneros *Thelymitra* y *Diuris* son ejemplos fascinantes de la diversidad y sofisticación de las estrategias de polinización engañosa en esta familia de plantas. *Thelymitra*, conocidas como orquídeas del sol, destacan por sus flores radiales y simétricas que, con frecuencia, presentan colores vibrantes como el azul metálico. La razón del color tan inusual de estas flores es que imitan las flores de los lirios y los iris para atraer abejas poliléticas, que recolectan polen de varias plantas no relacionadas para alimentar a sus larvas. Durante este proceso, las abejas transfieren inadvertidamente los polinarios de las flores, asegurando la polinización de estas orquídeas.

El éxito de *Thelymitra* radica en sus diversas estrategias de engaño alimenticio. Estas incluyen el engaño alimenticio generalizado, donde las flores usan señales florales genéricas como colores llamativos y aromas atractivos para atraer a polinizadores generalistas; el mimetismo batesiano, que implica la imitación específica de plantas que ofrecen recompensas; y el mimetismo de gremios, en el que las flores de *Thelymitra* se asemejan a un grupo de plantas que florecen en conjunto y que comparten los mismos polinizadores. Un ejemplo notable es *T. crinita*, cuyos colores y formas imitan al iris azulado *Orthrosanthus laxus*, engañando a las abejas para que visiten sus flores con la esperanza de encontrar polen. Este comportamiento

fraudulento es reforzado por señales visuales y olfativas que imitan a las plantas que dan recompensas y que las abejas visitan regularmente.

Un aspecto curioso de *Thelymitra* es su hábito de abrir las flores solo en días soleados y cálidos. La hipótesis de acumulación intermitente propone que el abrir y cerrar repetido durante el periodo de floración intensifica las señales visuales y olfativas. Este comportamiento no solo atrae a los polinizadores durante un periodo más largo, sino que también refuerza su presencia en la región, aumentando las probabilidades de polinización cruzada. Por su parte, *Diuris*, conocidas como orquídeas burro, representan otro enfoque ingenioso de polinización engañosa. Sus flores amarillas con manchas rojizas imitan a las de las leguminosas (familia Fabaceae), como *Daviesia*, que dependen de abejas para su polinización. Este mimetismo floral se basa en la similitud en color y forma entre la orquídea y las leguminosas. Estudios recientes han demostrado que las abejas que visitan *Daviesia* presentan el mismo comportamiento de forrajeo al interactuar con las flores de *Diuris*. De hecho, la presencia de las leguminosas aumenta la actividad de los polinizadores, lo que beneficia indirectamente a las orquídeas mediante la teoría de especies imán.

El mimetismo imperfecto es una característica común en *Diuris*. Aunque las orquídeas replican los patrones de color de las leguminosas, sus formas no siempre son idénticas. Este tipo de mimetismo permite a las orquídeas atraer a una gama más amplia de polinizadores al imitar patrones generales de búsqueda, y no un único modelo específico. Por ejemplo, *D. magnifica* y *D. maculata* son ejemplos de mimetismo de gremios, donde las flores se asemejan a varias especies de leguminosas que florecen simultáneamente. Además, *D. magnifica* utiliza una estrategia astuta: florece más tarde en la temporada que las leguminosas, asegurándose de que las abejas ya estén familiarizadas con el modelo antes de que las flores de estas orquídeas estén disponibles para ser visitadas.

No todas las especies de *Diuris* imitan a flores de Fabaceae. Algunas, como *D. alba* y *D. punctata*, parecen depender del engaño alimenticio generalizado, atrayendo a abejas generalistas que visitan varias flores de plantas que ofrecen recompensas sin una preferencia específica. Este

enfoque refleja la capacidad de adaptación evolutiva de las orquídeas para explotar diferentes nichos ecológicos.

Las estrategias de polinización engañosa en *Thelymitra* y *Diuris* son un testimonio de la plasticidad evolutiva de las orquídeas. Estas plantas alternan entre la autopolinización y la dependencia de polinizadores, y entre tácticas altamente especializadas y enfoques más generalizados. Este comportamiento asegura una diversidad genética y una reproducción eficiente a largo plazo, incluso cuando se producen menos frutos que en especies que ofrecen recompensas. Como resultado, estas orquídeas no sólo sobreviven, sino que prosperan en sus complejas interacciones ecológicas.

Aunque aún no he cumplido mi sueño de explorar Australia para encontrarme con estas orquídeas de flores azules, mi fascinación por su ingenio y belleza solo ha crecido al comprender sus extraordinarias estrategias de polinización. Estas plantas únicas representan la culminación de millones de años de adaptación y perfeccionamiento evolutivo.



# *Capítulo 3*

## *La Recompensa*

Las orquídeas son conocidas por su engaño. Títulos como “Maestras del engaño” y “Amor y mentiras” reflejan su reputación, y Jim Ackerman llegó a llamarlas una “familia de fraudes infames”. Sin embargo, muchas orquídeas no engañan a sus polinizadores, sino que los recompensan. Se estima que un tercio utiliza engaño alimenticio y una décima parte engaño sexual, por lo que muchas ofrecen algún tipo de recompensa.

La recompensa suele asociarse con alimento, como néctar compuesto por azúcares diluidos que alimentan a abejas, mariposas y colibríes. Aunque algunas orquídeas más primitivas utilizan polen como recompensa, las más avanzadas lo reservan para la reproducción y ofrecen alternativas como aceites, pseudopolen o fragancias, las cuales son cruciales para ciertas abejas en su atracción de parejas. Incluso el refugio puede ser una recompensa.

La distinción entre engaño y recompensa no siempre es clara. Algunas orquídeas consideradas engañosas ofrecen beneficios sutiles, mientras que otras entregan recompensas insuficientes para el polinizador. A pesar de esto, el engaño es notablemente frecuente en las orquídeas en comparación con otras plantas, y sus síndromes de polinización engañosa son impresionantes. Este capítulo explora las estrategias de recompensa de las orquídeas y los mitos asociados.



**Figura 5.** Reinterpretación de la ilustración original de *Angraecum sesquipedale* publicado por Alfred Russel Wallace en 1867 mostrando el polinizador predicho años antes de que este fuera descubierto.



### 3.1

## 19 Días y 500 Noches

La predicción de Charles Darwin sobre la polinización de *Angraecum sesquipedale*, conocida como la orquídea de Darwin o estrella de Madagascar, es un ejemplo fundamental del poder predictivo de la selección natural. Cuando Darwin observó por primera vez el extraordinario nectario de esta orquídea, un espolón de aproximadamente 30 cm de longitud, postuló que debía existir un insecto con una lengua igualmente larga capaz de acceder al néctar oculto en la base. Aunque esta idea era puramente teórica en ese momento, estaba basada en una profunda comprensión de las adaptaciones entre flores y sus polinizadores, un tema central en el trabajo de Darwin sobre la selección natural.

La fascinación de Darwin con esta orquídea comenzó en 1862, cuando recibió un espécimen de James Bateman. Su inusual estructura lo cautivó, y lo llevó a debatir sobre el posible polinizador con colegas como Joseph Hooker. En su correspondencia, Darwin se maravillaba: “¿Qué probóscide debe tener la polilla que la poliniza?”. Rápidamente incorporó este ejemplo en su influyente libro *On the Various Contrivances by Which British and Foreign Orchids Are Fertilised by Insects*, publicado sólo planteamientos lo unos meses después de recibir la planta. Darwin argumentó que el nectario de la orquídea se había alargado a lo largo de generaciones gracias a la selección natural, ya que las plantas con nectarios más largos atraían más eficazmente

a los polinizadores con lenguas largas, asegurando la transferencia exitosa del polen. Al mismo tiempo, propuso que la probóscide del insecto también se había alargado para explotar mejor flores con nectarios más profundos. Le sobraban motivos para pensar en una posible relación de coevolución.

Aunque las ideas de Darwin sobre la selección natural habían ganado algo de tracción en su época, seguían siendo controvertidas. Críticos como George Douglas Campbell, Duque de Argyll, rechazaron sus explicaciones, favoreciendo el concepto de diseño inteligente, aquel que sostiene que el universo fue creado por un ser inteligente. El Duque calificó las teorías de Darwin sobre la polinización de orquídeas como especulaciones vagas e insatisfactorias, utilizando a la orquídea estrella de Madagascar como ejemplo para cuestionar los planteamientos del naturalista. Sin embargo, Darwin encontró apoyo en Alfred Russel Wallace, su contemporáneo y coautor de la teoría de la selección natural. Wallace amplió sobre la predicción estudiando polillas de lengua larga, incluidos especímenes de *Xanthopan morganii* de África continental, sin darse cuenta de que la subespecie era el polinizador que buscaban. En 1867, Wallace publicó sus hallazgos, afirmando con confianza que debía existir tal polilla en Madagascar y animando a los naturalistas a buscarla, comparando esta búsqueda con la exitosa predicción de la existencia de Neptuno por parte de los astrónomos.

Finalmente, en 1903, 21 años, 19 días y 500 noches después de la muerte de Darwin, se descubrió la polilla de probóscide larga. Walter Rothschild y Karl Jordan describieron una subespecie de *Xanthopan morganii* con una probóscide lo suficientemente larga como para polinizar el *A. sesquipedale*. La llamaron *X. morganii praedicta*, reconociendo la predicción de su existencia, aunque acreditaron a Wallace en lugar de a Darwin. Esta polilla, con una lengua de hasta 25 cm, demostró cómo la orquídea y su polinizador están adaptados de manera única entre sí, ya que la polilla transfiere polen mientras alcanza el néctar en la base del nectario.

A pesar de este descubrimiento, investigaciones modernas sugieren que la relación entre las orquídeas *Angraecum* y sus polinizadores esfinges no es un caso de coevolución estricta, como Darwin originalmente pensaba. En cambio, es probable que las polillas esfinges hayan evolucionado

probóscides largas primero, posiblemente para acceder al néctar de flores mientras se mantenían a salvo de depredadores. Las orquídeas luego adaptaron la longitud de sus nectarios para coincidir con estas polillas, asegurando una polinización efectiva. Esta hipótesis está respaldada por la notable diversidad de polillas esfinges de lengua larga en Madagascar, convirtiéndolo en un punto caliente global para orquídeas de nectarios largos. En esta dinámica, la variación en la longitud del nectario permite a las orquídeas dirigirse a polinizadores específicos, asegurando su éxito reproductivo. Un ajuste preciso entre el nectario y la probóscide es esencial: si la probóscide es más corta que el nectario, el insecto no puede acceder al néctar y evita la flor; si es demasiado larga, la polilla podría eludir las estructuras reproductivas de la flor, fallando en transferir el polen.

Estudios adicionales en otras orquídeas polinizadas por polillas esfinges, como la *Platanthera bifolia*, han proporcionado más evidencia de este proceso adaptativo. Las variaciones en la longitud del nectario entre diferentes poblaciones de *Platanthera* corresponden a las longitudes de las probóscides de las especies locales de polillas, lo que indica que las orquídeas se adaptan a sus polinizadores en lugar de coevolucionar directamente junto con ellas. Estas variaciones no solo optimizan la polinización, sino que también promueven el aislamiento reproductivo que podría conducir a la especiación. En Madagascar, procesos similares probablemente explican la notable diversidad de especies de *Angraecum*, cada una ajustada finamente a su polinizador específico.

La historia de *Angraecum sesquipedale* y *Xanthopan morgani praedicta* sigue inspirando a los científicos de todo el mundo, siendo un maravilloso ejemplo de las intrincadas interacciones entre plantas y sus polinizadores. La predicción de Darwin, las contribuciones de Wallace y los descubrimientos posteriores destacan el poder de la selección natural para moldear relaciones biológicas y subrayan la capacidad predictiva de la teoría evolutiva. La orquídea de Darwin o estrella de Madagascar sigue siendo un símbolo perdurable de la elegancia y complejidad del mundo natural, así como un testimonio del legado duradero en el estudio de la evolución de Darwin, quien *siempre tuvo la lengua muy larga...*



**Figura 6.** Las grandes flores amarillas, rojas o anaranjadas de las especies del complejo *Specklinia endotrachys* utilizan feromonas de agregación para atraer a las moscas de la fruta que las polinizan.

## 3.2

### *La Cinta Rosa*

Los animales sociales como las hormigas y los lobos dependen de feromonas para comunicarse, y las orquídeas han aprovechado ingeniosamente este comportamiento basado en la comunicación química para su polinización. El género *Specklinia*, un grupo de pequeñas orquídeas epífitas con flores de color naranja brillante a rojizo, emplea una inusual estrategia. En primera instancia, las flores imitan las feromonas de agregación de las moscas de la fruta, específicamente unos compuestos llamados tiglatos, cuya función es servir como señal química para que las moscas puedan congregarse cuando encuentran recursos valiosos. Este aroma engañoso, combinado con un dulce aroma afrutado, atrae eficazmente a las moscas, que confunden la flor con una fuente de alimento o un sitio de reproducción. Una vez en la flor, las moscas descubren una recompensa oculta: diminutas gotas de néctar rico en azúcares secretadas desde las verrugas de los sépalos.

A diferencia de muchas orquídeas que reciben visitas breves de sus polinizadores, las flores de *Specklinia* mantienen la atención de las moscas de la fruta durante horas. Las moscas socializan sobre las flores, participando en comportamientos como persecuciones, aleteos y, ocasionalmente, copulaciones. Mientras exploran los sépalos en busca de néctar, las moscas deambulan inadvertidamente hacia el labelo en la parte central de la flor. Si se colocan con la precisión requerida activan el mecanismo, el labelo se in-

clina y atrapa a la mosca contra la columna hasta por media hora, momento en el que los polinarios se adhieren al cuerpo de la mosca. Una vez liberada, la mosca transporta el polinario hacia otra flor. Esta interacción, aunque fascinante, no es específica; varias especies de *Drosophila* de tamaño adecuado pueden polinizar las diferentes especies de *Specklinia*. El proceso parece poco eficiente, con menos del 10 % de las flores llegando a ser polinizadas con éxito. Para compensar, *Specklinia* florece continuamente y produce un gran número de semillas por fruto.

Las estrategias de polinización de *Specklinia* ofrecen una visión de cómo las orquídeas manipulan su entorno para lograr la reproducción. Orquídeas estrechamente relacionadas del género *Masdevallia* comparten algunas similitudes con las *Specklinia*, pero su polinización sigue siendo poco estudiada. Estas orquídeas, predominantemente encontradas en los Andes, son notables por sus colores vibrantes y formas florales elaboradas. A pesar de las frecuentes afirmaciones de que algunas especies de *Masdevallia* son polinizadas por colibríes, la evidencia directa sugiere lo contrario. Observaciones revelan que las moscas, no las aves, son responsables de la polinización en muchas especies.

Las estructuras florales de *Masdevallia* se alinean más con la polinización por moscas que por aves. Sus flores tubulares a menudo presentan pétalos diminutos, sépalos verrugosos y entradas estrechas más adecuadas para insectos pequeños que para aves grandes y erráticas. Las moscas exhiben comportamientos similares en las flores de *Masdevallia* y *Specklinia*, deambulando por la superficie floral y, ocasionalmente, quedando atrapadas cerca de la columna. A diferencia de las flores polinizadas por aves, *Masdevallia* carece de grandes nectarios y exuberantes cantidades de néctar, típicas de la adaptación a colibríes. Especies como la *M. rosea* más bien aparentan bloquear con una cinta rosa el acceso físico al tubo floral. La barrera física en flores de especies de *Masdevallia* con colores brillantes, como lo son *M. rosea* y *M. ignea*, quizás responde a una adaptación especializada para evitar los posibles daños que pueda ocasionar una inspección no deseada por un colibrí. Recordemos que estas aves son curiosas y en el proceso podrían causar daños a las delicadas flores.

### 3.3

## *El Pájaro Vió el Cielo y se Voló*

La polinización por aves, o ornitofilia, es un aspecto fascinante de la biología reproductiva de las orquídeas. A pesar de las dudas iniciales, hoy en día existe evidencia indiscutible que hay orquídeas especializadas en la polinización por aves, con los colibríes como los principales agentes en las Américas. Las flores de especies de orquídeas pertenecientes a los géneros *Arpophyllum*, *Elleanthus* y *Ornithidium*, por ejemplo, muestran claras adaptaciones para la polinización por colibríes. Estas plantas producen una multitud de pequeñas flores brillantes, tubulares, inodoras y ricas en néctar, un síndrome floral frecuentemente asociado con la ornitofilia.

Observaciones en *Arpophyllum giganteum* en Costa Rica (ver portada frontal) muestran que los colibríes visitan sistemáticamente cada una de las flores, recogiendo y depositando continuamente los polinarios con sus picos, y contribuyendo a una alta fructificación. Las visitas rápidas de los colibríes dificultan estudiar su comportamiento, lo que en parte explica la limitada evidencia de la polinización por aves en las orquídeas. Sin embargo, estudios detallados, particularmente en *Elleanthus*, han mostrado cómo los colibríes usan sus picos especializados para acceder al néctar mientras activan un mecanismo de palanca que transfiere el polen. Esta relación mutualista promueve la transferencia de polen entre individuos y asegura el éxito reproductivo de las orquídeas.

Curiosamente, las orquídeas ornitófilas pueden haber convergido evolutivamente en tener polinarios de colores opacos, como señaló Robert Dressler por primera vez en 1971. Bob notó que muchas orquídeas polinizadas por colibríes carecen de los polinios color amarillo brillante que usualmente portan las orquídeas. Sugirió entonces que seguramente esto se debe a que las polinios grises o púrpuras se camuflan más fácilmente sobre los picos de las aves, reduciendo la probabilidad de que el colibrí intente removerlos al limpiar su pico. Aunque su hipótesis es convincente, no se ha probado experimentalmente. Además, parece que no todas las orquídeas polinizadas por aves tienen polinios opacos, lo que sugiere variaciones en cómo evolucionó este rasgo.

Aún más importante que esto es el hecho que no todas las orquídeas con flores de colores brillantes son polinizadas por aves. Especies de géneros como *Epidendrum*, *Masdevallia* y *Compartmentia* a menudo se asumen ornitófilos debido a sus flores llamativas, pero estudios ecológicos muestran consistentemente que son polinizados por insectos. Dada la diversidad de estos géneros, no es posible descartar definitivamente que haya alguna especie que se aproveche de los colibríes para su polinización pero hasta el momento no hay ninguna prueba contundente demostrando que lo sean. Por ejemplo, la creencia de que *Compartmentia falcata* es polinizada por colibríes se basa más que nada en identificaciones erróneas y suposiciones. La única evidencia que existe se basa en restos de estructuras accesorias del polinario encontradas sobre el pico de un ave. Sin embargo, es importante notar que investigaciones en *Compartmentia coccinea* revelaron adaptaciones para la polinización por mariposas, como un espolón curvado y una entrada amplia al nectario, invalidando el mito de la ornitofilia en este género.

Otras orquídeas confirmadas como polinizadas por aves incluyen *Rodriguezia lanceolata* y *Sacoila lanceolata*. En ambos casos, los colibríes acceden al néctar en flores tubulares, removiendo y transfiriendo polinarios. Los polinarios con polinios granulares de *Sacoila lanceolata* pueden desmoronarse, permitiendo que un mismo ave polinice múltiples flores. Estos sistemas de polinización reflejan las fuertes presiones evolutivas ejercidas por los colibríes sobre los rasgos de las orquídeas.



A pesar de la evidencia limitada, la interacción entre las orquídeas y las aves subraya la complejidad de las relaciones planta-polinizador. Los conceptos erróneos, como la ornitofilia de *Comporettia*, *Epidendrum* y *Masdevallia*, destacan la importancia de la observación rigurosa para entender estas interacciones. El estudio de la polinización por aves en orquídeas continúa revelando cómo los rasgos florales evolucionan en respuesta a presiones ecológicas específicas, mostrando la diversidad y adaptabilidad de estas plantas notables.

*No puedo creer cómo pude ser tan inocente..*





**Figura 7.** Las flores del género *Neuwiedia* son polinizadas por abejas del género *Tetragonula* mediante la recolección de polen cuando algunos granos que las abejas remueven de las tres anteras caen al estigma.

### 3.4

## *Afuera*

**A**postasioideae, que incluye los géneros *Apostasia* y *Neuwiedia*, es una subfamilia poco conocida entre las orquídeas. Representa una de las primeras ramas divergentes de Orchidaceae, y sus especies se localizan exclusivamente en las selvas húmedas del sudeste asiático. A menudo son descritas como “fósiles vivientes”, ya que estas plantas se separaron temprano de la línea evolutiva principal de las orquídeas y exhiben una mezcla de rasgos considerados primitivos y avanzados. Aunque no son ancestros directos de las orquídeas modernas, ofrecen una visión fascinante de la evolución de la familia. A diferencia de la mayoría de las orquídeas, los miembros de Apostasioideae carecen de una verdadera columna, aquella estructura central que fusiona el estilo y los estambres, tan típica de la familia. En su lugar, poseen estructuras reproductivas parcialmente fusionadas con dos o tres anteras que rodean de manera suelta un estigma independiente. Esta característica morfológica, junto con la ausencia de verdaderos polinarios —paquetes compactos de polen típicos de la mayoría de las orquídeas—, distingue a las especies de *Apostasia* y *Neuwiedia* de sus parientes. Su polen es granular, y en lugar de ser transportado en unidades precisas, permanece distribuido afuera de manera suelta a lo largo de las anteras. Este es un rasgo considerado primitivo, que resulta esencial para su estrategia de polinización, única entre las orquídeas.

A diferencia de la mayoría de las orquídeas, que evitan la pérdida del polen a toda costa, *Neuwiedia* lo ofrece como recompensa a sus polinizadores. Estudios realizados en la década de 1990 revelaron que las abejas sin aguijón del género *Tetragonula*, recolectan polen de las superficies de las anteras en las flores de *Neuwiedia*. Estas abejas raspan los granos de polen con sus mandíbulas mientras se sostienen de los estambres con sus patas, transfiriendo inadvertidamente algunos granos al estigma durante el proceso. La transferencia de la mayoría del polen desde una de las anteras directamente al estigma de la misma flor resulta en la fertilización por autogamia. Sin embargo, la polinización cruzada se da ocasionalmente, asegurando cierta diversidad genética. El alto índice de fructificación observado en *Neuwiedia* confirma su auto-compatibilidad y la eficiencia de esta autogamia. Por otro lado, las flores de *Apostasia*, que cuelgan hacia abajo y forman estructuras en forma de cono con sus anteras, probablemente atraen polinizadores similares, aunque no se han documentado observaciones directas de su polinización.

El camino evolutivo de Apostasioideae contrasta marcadamente con el de las demás orquídeas. Mientras que la gran mayoría han evolucionado polinarios compactos escondidos dentro de una capa de la antera con el fin de minimizar el desperdicio de polen y maximizar la precisión reproductiva, las Apostasioideae portan los granos de polen por afuera y tienen un mecanismo de polinización que aparenta más simple. Esta divergencia les ha permitido adoptar una estrategia rara entre las orquídeas: usar el polen como recompensa. Más allá de Apostasioideae, solo unos pocos otros géneros, como *Epistephium* y *Psilochilus*, también parecen ofrecer polen. En estos géneros, las abejas recolectan polen granular con sus patas y transfieren algunos granos al estigma. Sin embargo, este rasgo es poco común en las orquídeas, ya que la mayoría economiza el polen y se transporta como una unidad compacta.

El estudio de Apostasioideae ofrece información crucial sobre la diversidad y adaptabilidad de las orquídeas. Sus rasgos primitivos y estrategias de polinización únicas enriquecen nuestra comprensión de la historia evolutiva de una de las familias de plantas más diversas del planeta.

### 3.5

## *Nada*

La estrategia de ofrecer polen como recompensa a los polinizadores es poco común en las orquídeas debido a su escasez y disposición en la flor. La mayoría de las orquídeas forman polinarios con polinios compactos, unidades diseñadas para transferir polen de manera eficiente con un mínimo de desperdicio, lo que hace poco práctico ofrecer polen a los visitantes florales. Sin embargo, esto significa que las orquídeas no pueden aprovechar el comportamiento de recolección de polen de algunas abejas. Para esto, las orquídeas han desarrollado una solución fascinante: el pseudopolen, una sustancia similar al polen que imita su apariencia y consistencia. Esta ingeniosa adaptación atrae a los insectos forrajeros sin agotar los recursos reproductivos de las orquídeas.

El concepto de pseudopolen fue propuesto por primera vez por J. M. Janse en el siglo XIX mientras estudiaba las flores de especies neotropicales del género *Maxillaria*. Janse observó que ciertas especies producían un material harinoso en sus labelos. Este pseudopolen, formado a partir de la fragmentación de tricomas, se asemeja mucho al polen verdadero pero no puede fertilizar óvulos. En cambio, sirve como recompensa para los polinizadores, permitiendo que las orquídeas se beneficien del comportamiento forrajero de los insectos. Los tricomas, también llamados “pelos alimenticios,” son estructuras similares a pelos que se fragmentan en células

individuales, formando el pseudopolen. Estas estructuras están diseñadas para desprenderse de forma natural y son fácilmente recolectadas por los insectos visitantes.

Lo que no está claro aún es si el pseudopolen siempre proporciona una recompensa nutricional consistente. Los estudios muestran que a menudo contiene proteínas y almidón, siendo la proteína el principal macronutriente en especies de los géneros *Maxillaria* y *Polystachya*. Sin embargo, el contenido nutricional varía según la especie: algunas ofrecen ambos nutrientes, otras solo uno, y algunas cantidades insignificantes de ambos. Esta variabilidad ha llevado a algunos investigadores a sugerir una “estrategia de doble engaño,” donde el pseudopolen puede imitar al polen verdadero pero a veces ofrece poca o ninguna recompensa alimenticia.

Las abejas sin aguijón, como las del género *Trigona*, desempeñan un papel importante en la recolección de pseudopolen y la polinización de las orquídeas. En los bosques tropicales, estas abejas visitan y polinizan orquídeas de los géneros *Heterotaxis* y *Polystachya*. Por ejemplo, se ha observado a especies de *Trigona* recolectando pseudopolen de flores de *Polystachya* en Brasil, utilizando sus patas delanteras para recolectar el material y luego transfiriéndolo a sus patas traseras para almacenarlo. He podido personalmente observar y documentar un comportamiento similar en abejas halcítidas del género *Lasioglossum*, que en los bosque de Guanacaste en Costa Rica recolectan repetidamente pseudopolen del labelo de las flores de *Polystachya*. Estas pequeñas avispas claramente recolectan y almacenan el pseudopolen, regresando en múltiples ocasiones para reabastecerse, sin embargo hay poca evidencia directa de que los insectos lo ingieran. Las visitas constantes de las abejas sugieren que el material les aparenta ser útil, ya sea como alimento o recurso para la construcción de nidos.

La evolución del pseudopolen es un ejemplo notable de la adaptabilidad de las orquídeas. Este rasgo se ha observado en un puñado de especies pertenecientes a diversos géneros, incluidos *Dendrobium* y *Mycarranthes* del sudeste asiático, *Maxillaria* y *Heterotaxis* de los neotrópicos, y *Polystachya* de África y América. Estos géneros son geográficamente y genéticamente distantes, lo que respalda la hipótesis de que el pseudopo-

len evolucionó de forma independiente varias veces dentro de la familia Orchidaceae. Aunque su presencia ha sido documentada en pocas orquídeas, es probable que estudios futuros descubran pseudopolen en otros géneros, destacando la diversidad de estrategias que las orquídeas utilizan para atraer polinizadores y asegurar el éxito reproductivo.

Al desarrollar pseudopolen, las orquídeas demuestran su capacidad para explotar el comportamiento de los polinizadores de manera innovadora. Esta adaptación les permite atraer insectos como las abejas sin comprometer su propia aptitud reproductiva, añadiendo otra capa de complejidad a la intrincada relación entre las orquídeas y sus polinizadores.





**Figura 8.** *Trichosalpinx blaisdellii* es polinizada por hembras de la familia Ceratopogonidae. Estos diminutos mosquitos son cleptoparásitos, buscando las proteínas secretadas por la flor.



### 3.6

## *El Duelo*

Una noche en la selva tropical puede llevar a un encuentro poco deseado con unos diminutos mosquitos de la familia Ceratopogonidae conocidos en algunos lugares como chupadores (biting midges en Inglés). Estos insectos infernales son famosos por su capacidad de atravesar la ropa y los mosquiteros dejando picaduras dolorosas a pesar de ser casi invisibles a simple vista. Las hembras de estos chupadores necesitan proteínas de la sangre o hemolinfa para producir sus huevos. Por si fuera poco, algunas especies son cleptoparásitas, que quiere decir que roban la hemolinfa de insectos muertos capturados por otros depredadores. Esta macabra estrategia alimenticia ha sido hábilmente aprovechada por ciertas plantas para asegurar su polinización, incluidas orquídeas.

El género neotropical *Trichosalpinx* ejemplifica esta ingeniosa adaptación evolutiva. Con flores de color púrpura oscuro, un labello con vellos que tiemblan al viento y un aroma que imita los compuestos de insectos moribundos, *Trichosalpinx* atrae a las hembras de Ceratopogonidae. Estos insectos, equipados con piezas bucales especializadas para extraer hemolinfa, aterrizan en los sépalos y se mueven hacia el labelo para alimentarse. A través del uso de colorantes químicos se pudo confirmar experimentalmente que especies como *T. blaisdellii* y *T. reflexa* secretan sustancias proteicas desde glándulas en los márgenes del labelo, que los

chupadores consumen. Esta recompensa, ya sea suficiente como alimento o simplemente un señuelo, desencadena su comportamiento de búsqueda. En el proceso, los mosquitos se arrastran hacia el interior de la flor, inclinando el labelo y presionando brevemente contra la columna, donde las polinias se adhieren a su escutelo. Con los polinarios adheridos, los chupadores salen de la flor y pueden visitar otras, completando el ciclo de polinización.

Aunque observar a estos mosquitos polinizadores de *Trichosalpinx* es difícil debido a su tamaño diminuto, se encuentran características florales similares en otros géneros de orquídeas relacionados como *Lankesteriana*, *Pendusalpinx* y *Anathallis*, e incluso en el género *Bulbophyllum*. Su semejanza en estructuras florales sugiere que podrían emplear estrategias de polinización similares. Esta evolución convergente demuestra cómo especies no relacionadas desarrollan adaptaciones similares cuando comparten los mismos polinizadores.

Los chupadores también juegan un papel importante más allá de las orquídeas. Estos pequeños insectos son polinizadores vitales del árbol de cacao (*Theobroma cacao*), cuyas flores tienen similitudes superficiales con las orquídeas cleptomioflicas. Sin los Ceratopogonidae, los árboles de cacao no producirían las semillas esenciales para el chocolate. Por molestos que sean, estos pequeños mosquitos permiten la creación de uno de los placeres más queridos del mundo, demostrando que incluso las criaturas más irritantes tienen un papel crucial en la naturaleza.

*Sin dolor no te hacés feliz...*



### 3.7

## *Enganchado a ti*

Los perfumes que amamos están hechos de complejas mezclas de compuestos aromáticos. A menudo estos compuestos son derivados de plantas. Las orquídeas, maestras de la innovación en la naturaleza, emplean fragancias de manera similar para atraer a las abejas euglosinas (tribu Euglossini), también conocidas como abejas de las orquídeas, que dependen de estos aromas para sus propios rituales reproductivos. Los machos de estas abejas, incapaces de producir sus propios atrayentes, recolectan compuestos volátiles de fuentes naturales como resinas, hongos y flores para crear perfumes únicos que almacenan en bolsillos especializados en sus patas traseras. Estas fragancias son esenciales en sus exhibiciones de cortejo, ayudando a los machos en la atracción de parejas. Esta peculiaridad de comportamiento de las abejas euglosinas forma la base de un extraordinario mutualismo entre estos insectos y las orquídeas, en donde estas ofrecen las fragancias como una recompensa y las abejas quedan completamente enganchadas.

Las abejas Euglossini, con sus deslumbrantes colores metálicos y largas lenguas, son exclusivas de los bosques tropicales del trópico Americano. Con más de 200 especies, polinizan alrededor del 10 % de todas las orquídeas neotropicales, incluidos géneros icónicos como *Acineta*, *Catasetum*, *Coryanthes*, *Gongora*, *Lycaste*, *Mormodes*, *Stanhopea* y *Va-*

*nilla*. Estas orquídeas no ofrecen recompensas tradicionales como néctar o polen, sino que producen los compuestos aromáticos que los machos de las abejas buscan. Cuando las abejas recolectan estos aromas, polinizan las flores de manera inadvertida, transfiriendo los polinarios adheridos a sus cuerpos. El proceso a menudo involucra mecanismos florales especializados que guían a las abejas a posiciones precisas para asegurar la polinización. En algunos casos, las abejas parecen ligeramente embriagadas después de visitas prolongadas, lo que reduce su movilidad y aumenta las probabilidades de transferencia del polen.

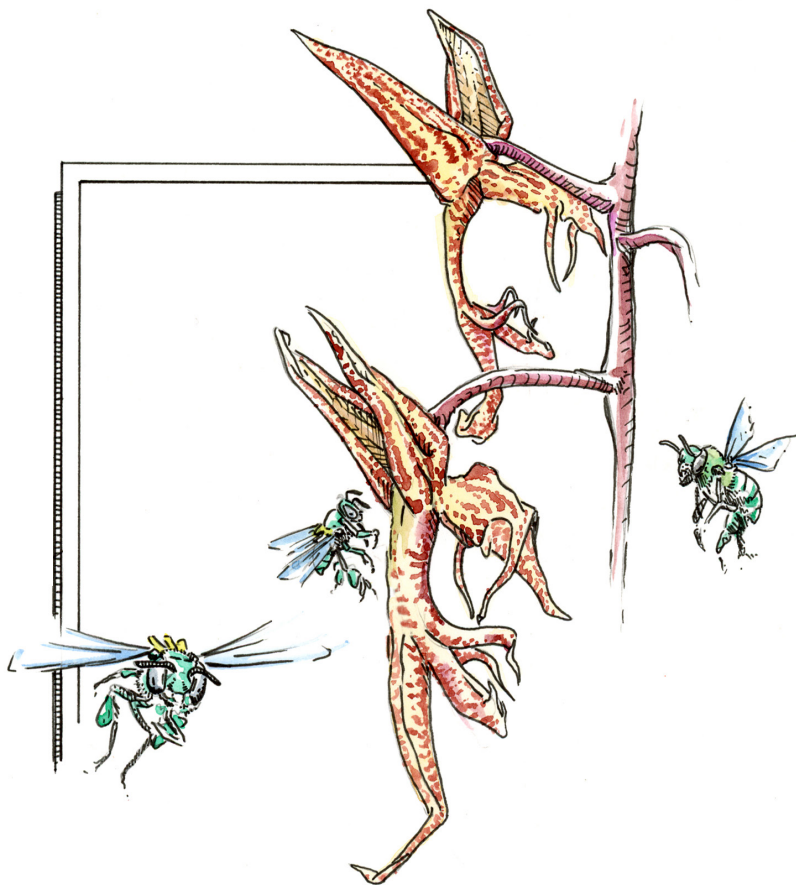
Esta relación es unilateral, ya que las orquídeas dependen completamente de las abejas para su reproducción, mientras que las abejas pueden obtener fragancias de múltiples fuentes. En ese sentido no se trata de una coevolución estrictamente hablando. Cada especie de orquídea produce un perfume único que atrae a especies específicas de abejas euglosinas, evitando así la hibridación. Las orquídeas colocan sus polinarios de manera precisa en los cuerpos de las abejas, permitiendo que un individuo transporte polinarios de varias especies de orquídeas y aún así manteniendo el aislamiento reproductivo. Esta precisión demuestra la dependencia de este grupo de orquídeas al comportamiento de recolección de fragancias de las abejas.

Las abejas de las orquídeas son polinizadores excepcionales de largas distancias, capaces de recorrer hasta 100 km en pocos días. Esta movilidad las convierte en agentes efectivos de dispersión genética, asegurando la diversidad genética entre las poblaciones de orquídeas a lo largo de vastas regiones tropicales. Su comportamiento preexistente de recolectar aromas probablemente impulsó la evolución y diversificación de las orquídeas polinizadas por abejas euglosinas. Con el tiempo, estas orquídeas se adaptaron para explotar las necesidades de las abejas, resultando en algunos de los sistemas de polinización más elaborados y especializados de la naturaleza, veremos algunos de ellos con más detalle en las historias siguientes.

La interacción entre las orquídeas y las abejas euglosinas representa una notable asociación evolutiva. No solo sostiene la reproducción

de cientos de especies de orquídeas, sino que también subraya el papel crítico de estas joyas voladoras en el mundo natural. Entre sus contribuciones está la polinización de *Vanilla planifolia*, la fuente de la vainilla, demostrando que estas abejas son responsables tanto de la supervivencia de exquisitas orquídeas como de uno de los sabores más apreciados por la humanidad. Las formas únicas en que las orquídeas manipulan a sus polinizadores ofrecen una visión más profunda de la complejidad e ingenio de la evolución.





**Figura 9.** Los machos de abejas del género *Euglossa* recogen fragancias sobre las coloridas flores de *Gongora*, siendo atraídas principalmente por los diferentes compuestos químicos producidos por la flor.

### 3.8

## *Para No Olvidar*



El género *Gongora* ha sido durante mucho tiempo una fuente de fascinación y, al mismo tiempo, frustración para los botánicos. Sus extrañas flores presentan patrones de coloración complejos y diversos, que van desde tonos sólidos hasta intrincados diseños que recuerdan estampados animales. Sin embargo, la variación en la forma de las flores de las especies de *Gongora* es mínima, lo que hace extremadamente difícil identificar las especies basándose únicamente en su morfología. Para complicar aún más las cosas, las plantas individuales dentro de la misma población pueden mostrar diferencias significativas en la coloración y densidad de los patrones. Esta variabilidad significa que flores visualmente similares pueden pertenecer a especies completamente diferentes, dificultando los esfuerzos por distinguirlas.

Mientras que los humanos luchamos por diferenciar las especies de *Gongora* a simple vista, las abejas euglosinas macho no aparentan tener ese problema. Estas abejas, atraídas por los aromas florales de las orquídeas, son polinizadoras esenciales para este género. Cada especie de abeja busca compuestos aromáticos específicos para crear mezclas de perfumes únicos que almacenan en bolsillos en sus patas traseras. Estos perfumes son fundamentales para atraer a sus parejas. Las fragancias producidas por las flores de *Gongora* son al mismo tiempo atrayentes y la recompensa misma. En

el caso específico de *Gongora*, las abejas son guiadas a recolectar volátiles desde la parte inferior del labelo. Mientras la abeja se aferra al labelo, resbala y aterriza en la columna, donde efectivamente transfiere los polinarios de esta curiosa flor. Los polinarios de *Gongora* generalmente necesitan varias horas para deshidratarse y volverse viables, antes de tener el tamaño requerido para entrar en el estrecho estigma, asegurando que la abeja los transporte a otra flor y evitando la autopolinización.

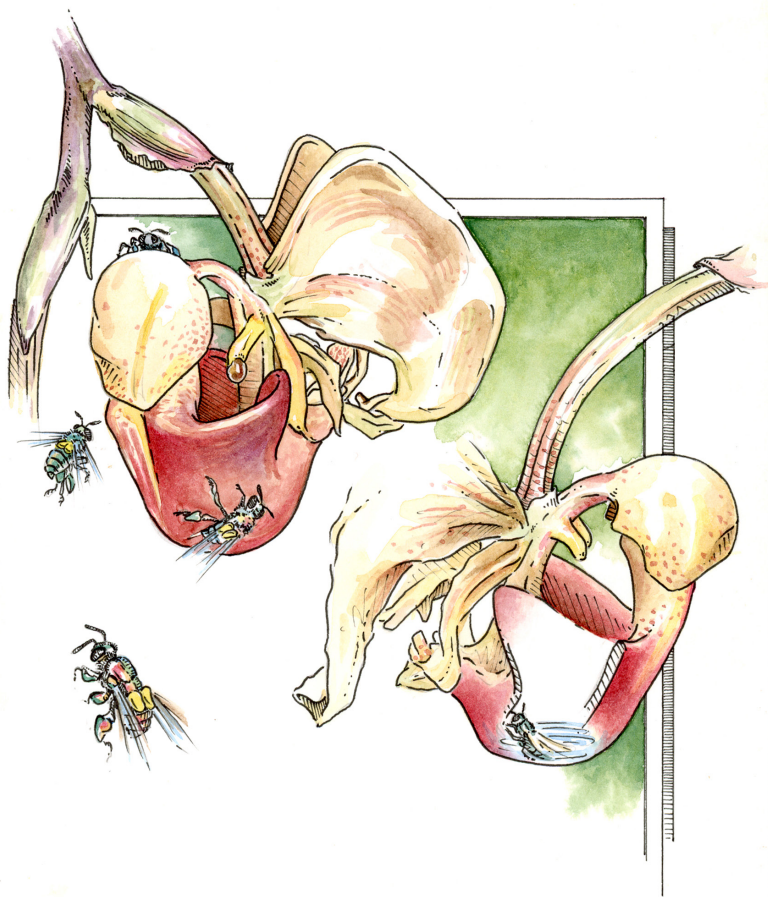
Esta interacción entre orquídeas y abejas subraya el papel crucial del aroma floral en el aislamiento reproductivo. Cada especie de *Gongora* emite una combinación única de compuestos volátiles, que atraen a especies específicas de abejas, mientras que al mismo tiempo disuaden a otras especies no deseadas. Estudios han demostrado incluso que especies de *Gongora* visualmente indistinguibles pueden coexistir sin hibridarse gracias a las diferencias en sus perfiles aromáticos. Estas fragancias son tan específicas que pueden clasificar a los polinizadores de manera más eficaz que las formas o colores florales. Esto nos obliga como taxónomos a no olvidar que los seres vivos tienen múltiples formas de lograr el aislamiento reproductivo, y a reajustar nuestras expectativas sobre cómo reconocer especies diferentes de orquídeas.

*Stanhopea*, un género estrechamente relacionado con *Gongora* emplea una estrategia de polinización similar, confiando en los machos de abejas euglosinas para lograr la fertilización de sus extraordinarias flores. Sin embargo, las grandes y aromáticas flores de *Stanhopea* son aún más complejas estructuralmente. El labelo de *Stanhopea* está dividido en secciones, cada uno con roles específicos: el hipóquilo produce fragancias, el mesóquilo ayuda a guiar a la abeja, y el epíquilo asegura una colocación precisa de los polinarios. Solo aquellas especies de abejas que tienen el tamaño adecuado pueden atravesar la cavidad que se forma entre el labio y la columna de la flor, convirtiéndose en polinizadores efectivos. Las abejas más grandes o más pequeñas pueden ser atraídas y visitar la flor por sus aromas, e incluso activamente recolectar las fragancias, pero no logran remover o depositar los polinarios. A estas abejas que visitan las flores pero no las polinizan se les ha llamado ladrones de fragancia.



Las estrategias de polinización de *Gongora* y *Stanhopea* destacan dos importantes lecciones evolutivas. Primero, los perfumes químicos desempeñan un papel central en mantener el aislamiento reproductivo entre especies similares. Estos aromas actúan como potentes atrayentes, asegurando que solo los polinizadores deseados visiten las flores. Segundo, el ajuste físico entre la flor y el polinizador es crucial. Aunque los perfumes pueden atraer a múltiples visitantes, solo aquellos que interactúan de manera precisa con las estructuras reproductivas de la flor lograrán polinizarla con éxito. Juntas, estas estrategias demuestran las intrincadas adaptaciones que las orquídeas han desarrollado para asegurar su supervivencia y reproducción.





**Figura 10.** *Coryanthes* es una orquídea ecológicamente compleja. Con flores que cuelgan de hormigueros arbóreos, hormigas patrullando las flores, y abejas euglosinas que polinizan la flor al caer dentro de la cubeta que forma el labio mientras recolectan fragancias.

### 3.9

## De Vuelta

**C** *oryanthes*, a quien Paul Allen llamó una obra maestra de la evolución es un verdadero prodigio de la ecología. Sus extrañas flores y estrictos requerimientos ecológicos la hacen extraordinaria tanto en la naturaleza como en cultivo. Estas orquídeas están confinadas a las cálidas y húmedas selvas bajas de América Central y del Sur, donde crecen exclusivamente sobre nidos de hormigas arbóreas. Estos nidos forman parte de los llamados jardines de hormigas, que albergan una diversidad de plantas incluyendo cactus, bromelias y aráceas. Las plantas de *Coryanthes* alimentan a las hormigas con néctar extrafloral, y estas, a cambio, protegen a las orquídeas de herbívoros e incluso de recolectores.

Un misterio fascinante es cómo las semillas de *Coryanthes* llegan a los nidos de hormigas en primer lugar. Una posibilidad es que lleguen de forma casual, pero lo más probable es que sean recolectados por las mismas hormigas. Sin embargo, a diferencia de las semillas con apéndices ricos en lípidos (elaiosomas) que las hormigas recolectan como alimento, las semillas de *Coryanthes* no ofrecen una recompensa obvia. ¿Por qué recogerían las hormigas las semillas de esta orquídea? Estudios recientes sugieren que estas semillas podrían imitar químicamente los compuestos volátiles de semillas que ofrecen recompensas, engañando a las hormigas para que las lleven a sus nidos. Una vez dentro, las semillas germinan y producen

crecimientos elongados buscando el exterior del nido, que eventualmente desarrollan pseudobulbos adultos cuando llegan a la superficie.

Pero esto es solo el comienzo. Las flores de *Coryanthes* también son maravillas de la ingeniería natural. Colgando de manera péndula, presentan un labelo en forma de cubeta que recoge un líquido acuoso secretado por un par de glándulas con forma de cuerno que la flor posee en la columna. Los machos de abejas euglosinas son irresistiblemente atraídos por las fragancias emitidas desde la base del labelo. En su intento de recolectar estos compuestos volátiles, las abejas a menudo resbalan dentro de la cubeta, donde las paredes resbaladizas les impiden escapar. La abeja atrapada lucha por encontrar una salida, eventualmente arrastrándose por un estrecho pasaje en la base de la columna. Durante este proceso, la abeja remueve o deposita un polinario, facilitando la polinización.

A pesar de su complejidad, el proceso de polinización es notablemente preciso. Cada flor de *Coryanthes* produce un solo polinario, que una abeja de tamaño y forma específica debe recolectar y depositar solo después de escapar de la cubeta. A pesar de casi ahogarse, tener que arrastrarse y pujar para escapar de la flor, las fragancias son tan convincentes y necesarias para estas abejas, que las abejas necesariamente deben repetir al menos una vez todo este proceso traumático. La estrategia de la orquídea posiblemente prevenga la autopolinización al estimular que la abeja abandone el sitio en el que inicialmente recolectó el polinario, pero pronto está de vuelta recolectando fragancias sobre otra flor de *Coryanthes*, efectivamente transfiriendo el polen.

Las plantas de *Coryanthes* florecen solo una vez al año, produciendo unas pocas flores grandes y llamativas. Para maximizar el éxito reproductivo, estas orquídeas producen polen extremadamente denso, asegurando un alto número de óvulos fertilizados por cada polinio. Esta estrategia es una apuesta evolutiva arriesgada: la orquídea invierte fuertemente en pocas flores, grandes y atractivas, para asegurar una polinización precisa por parte de un reducido número de portadores muy dedicados. El resultado es una obra maestra evolutiva que demuestra el ápice de la interacción entre las plantas y sus socios ecológicos.

### 3.10

## *De la Noche a la Mañana*

La mayoría de las flores son hermafroditas, lo que significa que poseen al mismo tiempo estructuras reproductivas masculinas y femeninas, permitiéndoles producir y recibir polen tanto de otras flores como de ellas mismas. Esta dualidad funcional representa una ventaja evolutiva, ya que maximiza las oportunidades reproductivas al garantizar que cada flor pueda actuar como donante y receptora de polen. Sin embargo, algunas plantas, como los espárragos, las papayas y el cannabis son dioicas y por lo tanto producen flores masculinas y femeninas separadas en individuos distintos. Las flores de las orquídeas son generalmente hermafroditas, pero hay algunas excepciones. En la subtribu *Catasetinae*, que incluye los géneros *Catasetum*, *Cycnoches* y *Mormodes*, encontramos especies que sobresalen en la familia por tener flores dioicas, pero con un giro extraordinario: el sexo de las flores en una planta puede cambiar según las condiciones ambientales.

Este fenómeno, conocido como determinación sexual ambiental, es raro en las plantas pero está bien documentado en estas orquídeas. Por ejemplo, las plantas de *Catasetum* que crecen bajo luz solar directa suelen producir flores femeninas, mientras que las que se desarrollan en la sombra generan flores masculinas. Este proceso es mediado por los niveles de etileno en la planta, siendo las concentraciones más altas responsables de la producción de flores femeninas. Además, estas orquídeas pueden producir

flores intermedias bajo condiciones cambiantes, como cuando una planta cae de un árbol y se expone a diferentes niveles de luz.

La estrategia reproductiva de estas orquídeas es tan fascinante como su capacidad para cambiar de sexo. Las flores masculinas emplean un mecanismo único para adherir las polinias a sus polinizadores. Cuando un insecto, generalmente una abeja euglosina macho, toca un filamento sensible dentro de la flor, las polinias son lanzadas con fuerza hacia el insecto. Esta interacción sorprendente desalienta a la abeja de visitar otras flores masculinas y la dirige hacia las menos agresivas flores femeninas, donde deposita las polinias para completar la polinización. Las flores masculinas y femeninas también emiten señales químicas distintas, asegurando que los polinizadores puedan diferenciarlas. Aunque las flores masculinas son más abundantes en la naturaleza, las femeninas reciben más visitas debido a esta estrategia disuasoria.

*Mormodes*, otro miembro de Catasetinae, añade una complejidad adicional. La mayoría de sus flores son hermafroditas, pero exhiben una separación temporal de las funciones masculinas y femeninas. Inicialmente, las flores funcionan como masculinas (protandria), con los polinarios listos para ser lanzadas hacia los polinizadores. Posteriormente, a medida que la columna se retuerce y expone el estigma, las flores se vuelven funcionalmente femeninas. Esta barrera temporal evita la autopolinización y fomenta que los polinizadores busquen otras flores, promoviendo la diversidad genética.

Las estrategias reproductivas de las Catasetinae resaltan una extraordinaria adaptación evolutiva. Su dependencia de señales ambientales, polinizadores específicos y mecanismos florales elaborados asegura su éxito reproductivo al tiempo que favorece la diversidad genética. Darwin, fascinado por estas orquídeas, describió sus mecanismos como algunos de los más complejos y notables en la naturaleza. Aunque no pudo observar el proceso de polinización en persona, sus intuiciones sobre las dinámicas estructurales y funcionales de estas orquídeas siguen siendo un testimonio de su genialidad científica. La combinación de plasticidad sexual, complejos mecanismos florales y la dependencia de abejas euglosinas hace de las Catasetinae una verdadera obra maestra de la innovación evolutiva.

### 3.11

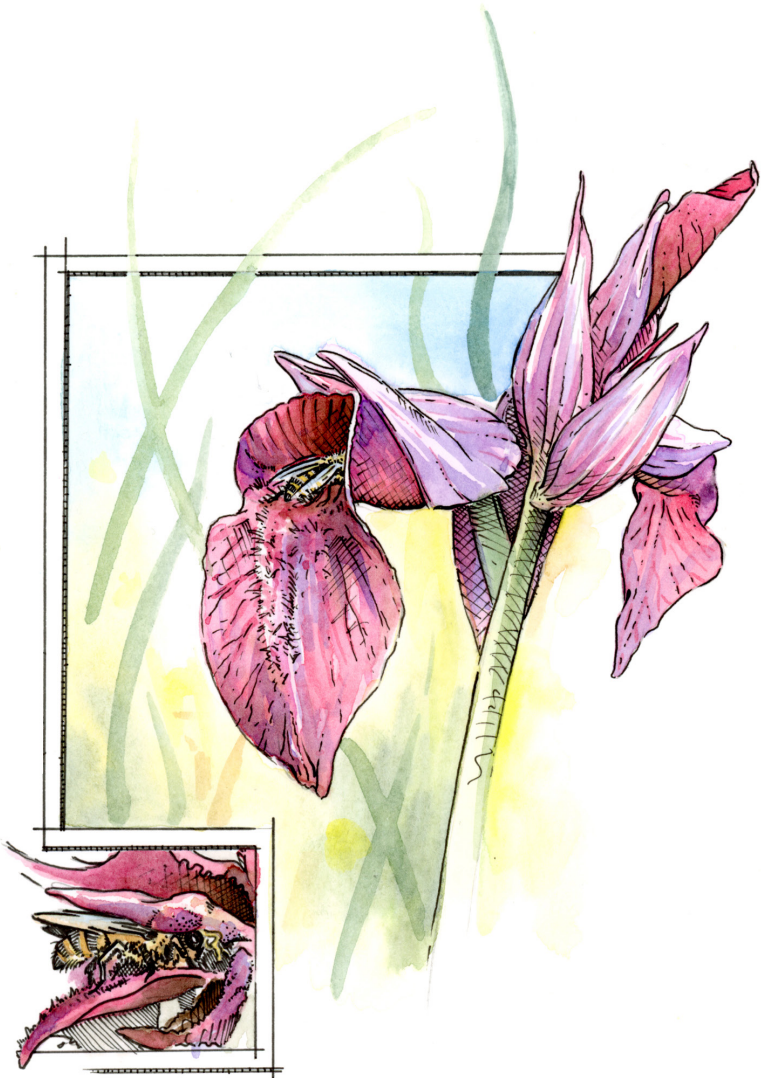
## *San Valentín*



El género *Bulbophyllum* es predominantemente polinizado por moscas. Inicialmente se pensó que dependían únicamente de la imitación de sustancias en descomposición (sapromiofilia), pero estas orquídeas emplean estrategias muy variadas. Algunas atraen a las moscas de la fruta

*Bactrocera* produciendo compuestos como metileugenol (ME), frambinona (RK) o zingiberenona (ZN). Estos químicos mejoran las feromonas de los machos, haciéndolos más atractivos para las hembras. El *B. cheiri* produce ME para atraer a moscas sensibles a este compuesto, *B. apertum* emite RK para especies sensibles a este, mientras que *B. patens* libera ZN, que atrae tanto a moscas sensibles a ME como a RK, ampliando su base de polinizadores. Ambos se benefician: la orquídea se poliniza mientras la mosca aumenta su éxito reproductivo y además logra disuadir a los depredadores

Lo más curioso de este mutualismo entre *Bulbophyllum* y *Bactrocera* es que las feromonas que los machos ofrecen a las hembras son guardadas en el recto de la mosca, e influyen en el comportamiento de apareamiento de forma insólita. Como una perversa ofrenda del día los enamorados, este cóctel erótico desincentiva a la hembra que lo recibe a aparearse nuevamente con otro macho. Esta relación coevolutiva compleja destaca las estrategias innovadoras de *Bulbophyllum* para asegurar el éxito reproductivo a través de la atracción precisa de polinizadores y recompensas químicas.



**Figura 11.** La orquídea mediterránea *Serapias* ofrece refugio como recompensa a la abeja que la poliniza, esta última en ocasiones es sorprendida durmiendo dentro de la flor.



### 3.12

## *La Casa*



El género *Serapias*, conocido popularmente como orquídea lengua, presenta un caso fascinante de una estrategia de polinización poco usual. Cuando hablamos de recompensas florales, pensamos generalmente en sustancias discretas que producen o emiten las flores. Estas sustancias son recolectadas para luego ser consumidas directamente o transportadas por un animal visitante. En las historias anteriores hemos conocido la variedad de recompensas de este tipo que las flores de orquídeas ofrecen a sus invitados. Las recompensas alimentarias pueden incluir comestibles como azúcares o proteínas que alimentan a los animales, otras recompensas vienen en forma de moléculas de fragancias recolectables, que las abejas y las moscas necesitan desesperadamente para sus exhibiciones de cortejo. Sin embargo, los incentivos florales no siempre son algo que los animales se pueden llevar consigo.

Las especies del género *Serapias* utilizan el mimetismo de refugio, en el que las flores ofrecen protección a los polinizadores en lugar de recompensas convencionales como néctar o polen. Encontradas en la región mediterránea, estas orquídeas tienen flores tubulares de color rojo oscuro que atraen y sirven de casa para las abejas solitarias macho de la familia Eucerini. Estas abejas eucerinas buscan refugio contra depredadores y condiciones climáticas adversas por lo que utilizan las flores como albergue noc-

turno. Hoy se sabe que entran a las flores al final de la tarde y permanecen hasta la mañana. Durante su exploración de múltiples flores en una misma planta, transportan y transfieren polen de manera inadvertida, facilitando la polinización cruzada.

El mimetismo de refugio, aunque una estrategia muy rara en plantas, también se observa en lirios de regiones semiáridas del Medio Oriente. Ambos grupos de plantas comparten estructuras florales tubulares similares, una coloración rojiza y un comportamiento de los polinizadores similar, lo que sugiere una convergencia evolutiva hacia el uso de flores con estas características particulares. Estudios han demostrado que las flores de *Serapias* crean un microclima favorable para los insectos que visitan las flores, con temperaturas internas varios grados más altas que el aire circundante. Este calor adicional mejora su atractivo como refugio, complementando la protección que brindan.

Una flor que ofrece refugio a un polinizador puede parecer un poco extraña, pero ¿no hemos llegado a esperar lo inesperado de las orquídeas? Irónicamente, la orquídea que proporciona refugio puede necesitar urgentemente protección. La singular biología de las orquídeas *Serapias* contrasta drásticamente con las amenazas que enfrentan. Sus tubérculos subterráneos son recolectados para producir polvo de salep, un ingrediente utilizado en bebidas tradicionales turcas, helados y medicinas. Esta práctica, junto con la destrucción de su hábitat, ha llevado a un declive significativo en las poblaciones en toda Europa. Utilizado desde la Antigua Roma y popularizado durante el Imperio Otomano, la producción de salep sigue ejerciendo presión sobre las poblaciones silvestres de orquídeas. Los esfuerzos de conservación son cruciales para equilibrar la tradición con la sostenibilidad, garantizando que estas plantas notables persistan en su hábitat natural.

Durante una visita a mi bisabuela en Liguria, Italia, tuve la oportunidad de observar las orquídeas *Serapias* prosperando en su entorno natural. En ese sitio la especie claramente no está siendo amenazada. Su impactante belleza y su papel ecológico subrayan la urgencia de preservarlas, no solo como refugio para polinizadores, sino también como un testimonio de la asombrosa creatividad de la naturaleza. Esperemos que estas plantas

extraordinarias sigan floreciendo, enriqueciendo los ecosistemas e inspirando a las generaciones futuras. No vaya a ser que las flores de la orquídea lenga se queden vacías y frías en el futuro.



# *Capítulo 4*

## *Los Inadaptados*

Los capítulos anteriores abordaron una amplia gama de sistemas de polinización de engaño y recompensa en orquídeas. Aprendimos que la diversidad floral de las orquídeas es un resultado evolutivo de los diversos métodos de fertilización. Sin embargo, la mayoría de las orquídeas son polinizadas por abejas, moscas o avispas, y en menor medida, por mariposas, polillas o aves. Estos seis son responsables de más del 95 % de la polinización de las orquídeas. ¿Existen otros polinizadores? Este capítulo explora los polinizadores excepcionales.

Los insectos, esenciales en la polinización de orquídeas, existen desde hace al menos 400 millones de años. Actualmente se conocen un millón de especies, pero se estima que faltan entre 2.5 y 10 millones por descubrir. De los 24 órdenes de insectos, el 80 % de las especies pertenece a los coleópteros (escarabajos), lepidópteros (mariposas y polillas), dípteros (moscas) e himenópteros (abejas, avispas y hormigas), y son estos justamente los principales polinizadores de orquídeas. Otros órdenes de insectos, como los ortópteros (grillos), tisanópteros (trips) y blatodeos (termitas), son considerados polinizadores ocasionales.

Animales como escarabajos, hormigas, grillos, termitas, murciélagos, lagartijas y ratones también han sido reportados alguna vez como polinizadores de orquídeas en casos puntuales. Este capítulo analiza su importancia en relación con la polinización de orquídeas y la evidencia que respalda o refuta estas observaciones.



**Figura 12.** En la isla La Reunión, las flores de *Angraecum cadetii* son polinizadas por el grillo nocturno *Glomeremus orchidophilus* que busca alimentarse del néctar de la flor.

## 4.1

### *Un Lugar*

**E**n México, los grillos y saltamontes son considerados una delicia culinaria mejor servida con limón y especias. Para la mayoría de nosotros, estos insectos del orden Orthoptera, representan más bien plagas que generalmente se alimentan de hojas y flores, un comportamiento conocido como florivoría. Al consumir partes florales y polen, estos insectos pueden afectar gravemente el éxito reproductivo de una planta, convirtiéndose en visitantes indeseados. Es por esto que la mayoría de plantas hace un esfuerzo grande por encontrar formas de evitar el interés de grillos y saltamontes, particularmente acumulando toxinas en las hojas u ofreciendo néctar para atraer hormigas que sirvan de protección contra los herbívoros.

A pesar de esta reputación, existen excepciones en las que los ortópteros contribuyen positivamente a la reproducción de las plantas. Pero los casos de polinización por grillos y saltamontes en plantas son contados con los dedos, y generalmente ocurren en islas. Hay incluso un lugar en el que una orquídea se ha adaptado para aprovechar la presencia de estos crujientes insectos y convertirlos en polinizadores. En la isla La Reunión, al este de Madagascar en el Océano Índico, encontramos el *Angraecum cadetii*, un pariente cercano de la famosa orquídea de Darwin *A. sesquipedale*, y que pertenece a un grupo de plantas con flores de espólon largo que generalmente son polinizados por polillas nocturnas.

*Angraecum cadetii*, es un ejemplo excepcional que involucra la dependencia de un grillo nocturno para su polinización. Este grillo, que fue bautizado *Glomeremus orchidophilus*, visita las flores carnosas, blancas y perfumadas por la noche, explorándolas con sus largas antenas para localizar néctar. Durante estas visitas, transfiere inadvertidamente los polinarios, fertilizando eficazmente las flores. La adaptación de este grillo a alimentarse de néctar probablemente se deba a los recursos alimenticios limitados típicos de los ecosistemas insulares. Así mismo, en lugares remotos como estas islas pequeñas, las plantas deben recurrir a animales inusuales como este grillo para suplir la falta de polinizadores tradicionales.

La asociación entre orquídeas y grillos no se limita a la polinización. Se ha observado que los grillos consumen los frutos de orquídeas primitivas como *Apostasia*, *Yoania* y *Vanilla*. Estos ortópteros ingieren la pulpa carnosa del fruto y excretan las semillas. Aunque poco frecuentes, los roles mutualistas de los ortópteros en la reproducción de orquídeas destacan la adaptabilidad de estos insectos y la flexibilidad evolutiva de las orquídeas.





## 4.2

### *Aprovéchate de mi*

Los escarabajos representan el orden más diverso del reino animal, con entre 350.000 y 400.000 especies conocidas en el mundo. Reflexionemos primero sobre los números, esto quiere decir que una cuarta parte de todos los organismos sobre la tierra son escarabajos. Uno de cada cuatro seres vivos en el mundo es uno de estos insectos. Más impactante aún es el hecho que investigaciones recientes estiman que hay 1.5 millones de especies de escarabajos en total. Claramente hay mucho trabajo por hacer.

A pesar de su ubicuidad, los escarabajos rara vez son los principales polinizadores de especies de orquídeas. La mayoría de las interacciones entre escarabajos y orquídeas implican herbivoría. Pero en casos excepcionales, los escarabajos desempeñan un papel esencial en la polinización, mostrando la notable adaptabilidad de ambas partes. En África, las orquídeas del género *Eulophia* presentan fascinantes estrategias de polinización mediadas por escarabajos. Por ejemplo, *Eulophia foliosa* depende de escarabajos que exploran las flores y transportan los polinarios a otras plantas. La estrategia de retención de la capa de la antera, en la que literalmente la capa de la antera es removida junto con el polinario y permanece cubriéndolo por varios minutos, evita la autopolinización y fomenta la polinización cruzada al prevenir que el polinario sea depositado hasta que la capa de la antera se desprenda. Otras especies de *Eulophia* imitan la

aparición de inflorescencias de otras plantas que dan recompensas como las margaritas para así atraer a los escarabajos cetóninos, que se congregan para alimentarse o aparearse. Esta estrategia es conocida como polinización por sitio de encuentro. De manera similar, la orquídea *Ceratandra grandiflora* utiliza escarabajos que se alimentan y se aparean en sus flores, fertilizándolas en el proceso.

En Asia, el género *Luisia* emplea diversas estrategias de polinización que involucran escarabajos. *Luisia teres* atrae a escarabajos cetóninos con néctar y, en ciertas regiones, engaña sexualmente a los machos para que intenten aparearse con las flores. Esta variación en las estrategias de polinización, influenciada por el aislamiento geográfico, destaca las adaptaciones evolutivas dinámicas de las orquídeas.

Un caso particularmente curioso ocurre en los bosques de la mata atlántica de Brasil con las orquídeas del género *Dichaea*. En este caso, los escarabajos realmente se aprovechan de la orquídea cultivando sus frutos. Los gorgojos que las polinizan activamente remueven el polen y lo depositan sobre el estigma de las flores para que se polinicen. ¿Por qué? Curiosamente, estos insectos ponen sus huevos dentro de los frutos en desarrollo para que sus larvas puedan alimentarse de ellos. Esta interacción, llamada polinización de vivero, se asemeja al mutualismo observado en las relaciones entre los higos y las avispas que los polinizan. ¿Cómo beneficia a la planta? Aunque las larvas de los gorgojos consumen algunos de los frutos que sus madres cultivaron, no todos se pierden por esta depredación. Existen avispas que parasitan y eliminan parte de las larvas de los escarabajos, recuperando así en alguna medida el éxito reproductivo de la orquídea. Al final, a la orquídea le beneficia que los escarabajos se aprovechen de ella. Esta interacción multinivel ejemplifica las complejas redes ecológicas que involucran escarabajos, orquídeas y sus asociados.

Aunque la participación de los escarabajos en la polinización de orquídeas es poco común, demuestra una amplia gama de estrategias, desde el engaño alimenticio y sexual hasta la polinización de vivero. Estas asociaciones resalta la extraordinaria adaptabilidad y diversidad de las orquídeas para utilizar polinizadores poco convencionales y prosperar.

### 4.3

## *Frágil*

Las hormigas, aunque a menudo pasadas por alto en comparación con sus parientes polinizadores como las abejas y las avispas, tienen interacciones diversas y complejas con las orquídeas. Muchas especies de orquídeas dependen de nectarios extraflorales, que secretan líquidos ricos en azúcar, para atraer hormigas como mecanismo de defensa. Estas hormigas protegen a las plantas con gran intensidad, patrullando flores y hojas contra herbívoros. Esta relación mutualista es vital, especialmente para las orquídeas que producen flores frágiles y pocos frutos, y reciben visitas no muy frecuentes de sus polinizadores. Orquídeas como *Catasetum*, *Coelogyne*, *Coryanthes*, *Cymbidium*, *Oncidium* y *Vanilla* producen abundante néctar extrafloral, generalmente en sus brotes, ovarios o brácteas, atrayendo a diversas especies de hormigas. La eficacia de este sistema de protección depende de la especie de hormiga involucrada, ya que se ha podido constatar que el tamaño importa, las hormigas más grandes suelen ofrecer una mejor defensa que las más pequeñas.

A pesar de su papel protector, las hormigas también pueden impactar negativamente a las orquídeas. Por ejemplo, las orquídeas de los géneros *Aerangis* y *Aeranthes* sufren una pérdida significativa de néctar debido al robo por parte de hormigas, lo que agota los recursos de la planta y reduce su éxito reproductivo. Incluso se ha observado que las hormigas intimidan

a los polinizadores o se quedan atrapadas en las columnas de las orquídeas, dificultando así el acceso al polinario e impidiendo su transferencia. Sin embargo, en algunos casos, las hormigas que roban néctar contribuyen de manera inadvertida a la polinización, como en el caso del género *Aerides*, donde obligan a los polinizadores a visitar múltiples flores, mejorando así la polinización cruzada.

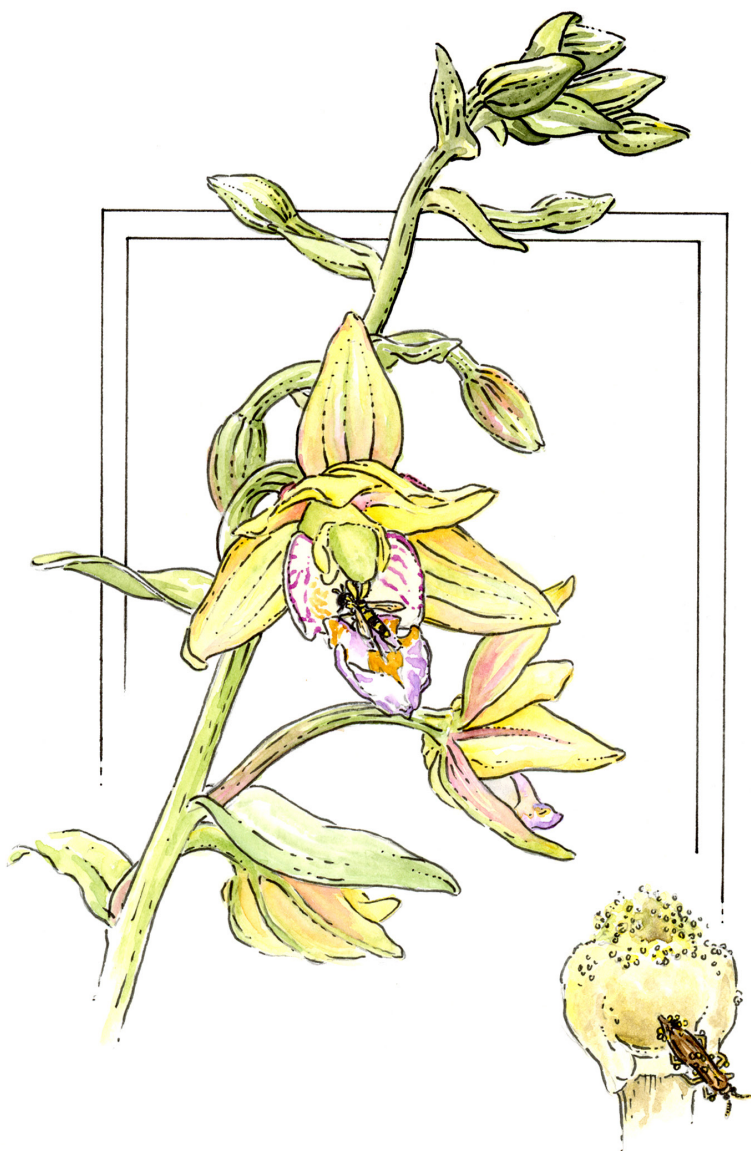
La polinización por hormigas es una rareza entre las orquídeas, en gran parte debido a la limitada movilidad de las hormigas y su comportamiento agresivo, un antagonista de la frágil relación entre estas flores y sus polinizadores. Además, los cuerpos de las hormigas, que están recubiertos con antibióticos, pueden reducir la viabilidad del polen. Sin embargo, bajo condiciones ambientales específicas, especialmente en ausencia de otros insectos más tradicionales, las hormigas sí actúan como polinizadoras. En especies alpinas como *Chamorchis alpina* y *Neotinea maculata*, las hormigas prosperan en hábitats fríos y ventosos donde escasean los polinizadores voladores. Estas orquídeas se adaptan atrayendo a las hormigas con aromas florales, permitiendo la transferencia de polen a corta distancia. De manera similar, orquídeas como *Chenorchis* y *Epipactis palustris* recurren a la autopolinización mediada por hormigas cuando las condiciones climáticas dificultan la acción de sus polinizadores principales.

El caso de la orquídea australiana *Leporella* es particularmente fuera de lo común. Esta orquídea emplea el engaño sexual, atrayendo a los machos de las hormigas aladas mediante feromonas en sus aromas para que así intenten pseudocopular con la flor. Las hormigas confunden la flor con una pareja, transfiriendo polen en el proceso. Esta estrategia es única entre las orquídeas, donde el engaño sexual típicamente involucra abejas, avispas y moscas, destacando la diversidad de interacciones entre hormigas y orquídeas.

A nivel mundial, se ha documentado la polinización por hormigas en 36 especies de plantas pertenecientes a 18 familias, a menudo en hábitats con abundantes hormigas. Si bien algunas orquídeas se han adaptado a la polinización por hormigas, su número sigue siendo reducido debido a las limitaciones inherentes de las hormigas como polinizadoras. A medida que

se desarrollen más investigaciones, podrían surgir ejemplos adicionales, pero depender de un polinizador mayormente incapaz de volar es poco probable que se vuelva común, particularmente entre las orquídeas epífitas. Sin embargo, las hormigas continuarán desempeñando roles cruciales en la ecología de las orquídeas, ya sea como protectoras, polinizadoras o, ocasionalmente, como ladronas de néctar no deseadas.

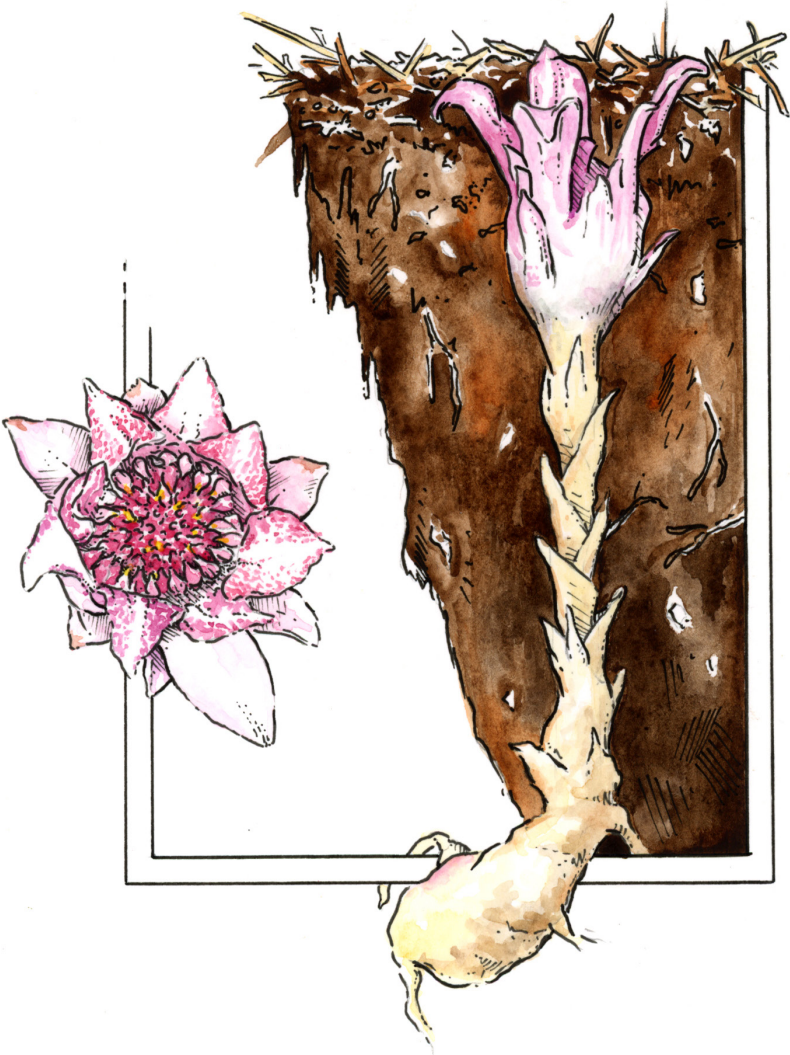




**Figura 13.** Los trips juegan un papel secundario en la polinización de algunas orquídeas, como el *Epipactis thunbergii*, al llenarse de granos de polen y luego visitar el estigma logran autofertilizar algunas flores.

*Estrellitas y Duendes*

Los trips, diminutos insectos del orden Thysanoptera, son conocidos como plagas agrícolas que perforan y succionan tejidos vegetales y transmiten virus. A pesar de su mala reputación, se ha observado que transportan polen y, ocasionalmente, actúan como polinizadores. Darwin hizo referencia a los trips y el polen de la orquídea *Neottia*, comparándolos con pequeños duendes cubiertos en polvo de estrellas. Aunque su rol como polinizadores ha sido mayormente ignorado al ser prácticamente imperceptible, algunos estudios recientes han arrojado luz sobre sus acciones. Investigadores japoneses documentaron trips viviendo en la orquídea *Habenaria radiata*, una especie polinizada principalmente por polillas. Descubrieron que los trips contribuyen a la autopolinización, aumentando significativamente la formación de frutos. De manera similar, se observó que los trips movían polen en *Epipactis thunbergii* y *Pogonia japonica*. Sin embargo, su actividad daña frecuentemente los polinios, reduciendo la producción de semillas, siendo menos eficientes que los sírfidos como polinizadores. Los investigadores concluyeron que los trips pueden complementar la polinización cuando los polinizadores principales escasean, aunque con un posible costo para la aptitud de la planta. En general, las orquídeas no desarrollan adaptaciones específicas para la polinización por estos insectos, pero bajo ciertas circunstancias, los trips pueden desempeñar un papel oportunista como agentes de autopolinización.



**Figura 14.** *Rhizanthella gardneri*, una orquídea subterránea que crece en el occidente de Australia produce una inflorescencia cuyas pequeñas flores se mantienen siempre debajo de la capa de materia orgánica.



## 4.5

### *El Invisible*

**E**n 1928, un agricultor llamado John Trott estaba arando un suelo virgen cerca de Corrigin, en el occidente de Australia, cuando hizo un descubrimiento asombroso. Bajo la superficie, desenterró lo que parecía ser una flor subterránea. Ese mismo año, Trott encontró más especímenes en lugares cercanos, desenterrando un total de 36 plantas. Notó que la planta “invisible” siempre se encontraba cerca de las raíces de los arbustos del arbusto *Melaleuca*. Estas inusuales plantas carecían de clorofila, crecían completamente bajo tierra y producían flores escondidas bajo el suelo. Se enviaron muestras al experto en orquídeas australianas Richard Sanders Rogers, quien rápidamente las identificó como un nuevo linaje desconocido de orquídeas y las nombró *Rhizanthella gardneri*. Apenas tres años después, se descubrió otra orquídea subterránea, *Rhizanthella slateri*, en el este de Australia. A diferencia de *R. gardneri*, esta segunda especie fue encontrada en bosques de eucaliptos y no parecía estar asociada con las *Melaleuca*.

Las orquídeas subterráneas son extraordinarias porque completan todo su ciclo de vida bajo tierra, desde la germinación hasta la floración y el desarrollo de semillas. La mayoría de las orquídeas dependen de hongos simbióticos, llamados micorrizas, para germinar y crecer, pero eventualmente superan esta dependencia al desarrollar hojas verdes para la fotosíntesis. Sin embargo, algunas orquídeas nunca desarrollan hojas ni clorofila

y permanecen completamente dependientes de los hongos para sobrevivir. *Rhizanthella* pertenece a este grupo de plantas micotróficas, que parasitan hongos para obtener carbono de manera indirecta a través de las plantas fotosintéticas cercanas. Estas orquídeas sobreviven en una delicada red subterránea donde sus socios fúngicos extraen nutrientes de la materia orgánica en descomposición y los comparten con las orquídeas, a menudo a través de las raíces de plantas hospedadoras como *Melaleuca*. Esta relación tripartita asegura que *Rhizanthella* prospere en suelos pobres en nutrientes.

Las flores de *Rhizanthella* son igual de extraordinarias que las plantas. Durante el invierno, la planta produce una inflorescencia solitaria que permanece oculta bajo la hojarasca. Lo que parece ser una sola flor es, de hecho, un racimo de pequeñas flores densamente agrupadas. A pesar de ser completamente subterráneas, *Rhizanthella* es polinizada por insectos. Criaturas diminutas como moscas, mosquitos e incluso termitas visitan estas flores. Observar eventos de polinización es sumamente difícil, pero se cree que las moscas que se alimentan de materia fúngica en descomposición, son los principales polinizadores. Curiosamente, las termitas también han sido observadas visitando sistemáticamente las flores, removiendo y depositando polen dentro de una inflorescencia. Este caso sigue siendo el único conocido de polinización mediada por termitas en orquídeas y de hecho en cualquier planta con flores. También se ha propuesto la autopolinización como estrategia alternativa en ausencia de insectos.

Después de la polinización, *Rhizanthella* produce frutos carnosos que a la madurez permanecen cerrados y contienen cientos de semillas robustas, más grandes y menos numerosas que las de otras orquídeas. A diferencia de la mayoría de las orquídeas, cuyas semillas son dispersadas por el viento, se cree que las semillas de *Rhizanthella* dependen de pequeños marsupiales para su dispersión. Estos animales fosoriales, atraídos posiblemente por el aroma de los frutos, probablemente ingieren las semillas y las distribuyen a través de la excreción. Sin embargo, muchos de estos marsupiales están ahora extintos en las regiones donde crece *Rhizanthella*, lo que plantea preocupaciones sobre la dispersión de sus semillas y su supervivencia a largo plazo. Estudios de laboratorio han confirmado que las semillas

están adaptadas para ser ingeridas y dispersadas por animales, aunque las observaciones directas de este proceso en la naturaleza siguen siendo escasas o nulas.

Durante décadas después de su descubrimiento inicial, se pensó que *Rhizanthella* estaba extinta debido a su naturaleza críptica y a la destrucción de su hábitat. Las búsquedas sistemáticas en la década de 1980 llevaron a su redescubrimiento, pero localizar estas orquídeas sigue siendo extremadamente difícil. La excavación requiere la remoción cuidadosa del suelo para descubrir las brácteas sin dañar la planta, y los individuos en floración son raros. Hoy en día, se reconocen cinco especies de *Rhizanthella*: dos en occidente de Australia (*R. gardneri* y *R. johnstonii*) y tres en el este de Australia (*R. slateri*, *R. omissa* y *R. speciosa*). Esta última fue descrita en 2020, descubierta bajo hojarasca profunda por una investigadora que buscaba trufas nativas.

A pesar de sus extraordinarias adaptaciones, *Rhizanthella* enfrenta amenazas significativas. La destrucción del hábitat, el cambio climático y la pérdida de fauna asociada ponen en peligro su supervivencia. Su dependencia de hongos específicos, plantas hospederas y polinizadores subraya su fragilidad ecológica. Las lluvias abundantes parecen favorecer la floración, pero se desconoce la proporción entre individuos en flor y no en flor dentro de una población, así como la diversidad genética entre individuos. La propagación vegetativa a través de rizomas complica los esfuerzos para estimar su variabilidad genética, lo que plantea preocupaciones sobre la adaptabilidad de la orquídea a los cambios ambientales.

La orquídea subterránea es una maravilla de la evolución, una planta adaptada para prosperar en la oscuridad total, invisible al mismo tiempo que forma relaciones complejas con hongos, insectos y marsupiales. Su rareza y biología única la convierten en un componente vital de su ecosistema y en un símbolo de las complejidades ocultas de la naturaleza. Los esfuerzos de conservación deben priorizar la protección de su hábitat y promover investigaciones adicionales para comprender mejor este género críptico. *Rhizanthella* nos recuerda que incluso los organismos más oscuros pueden revelar profundas conexiones en la red de la vida en la Tierra.



**Figura 15.** La *Vanilla pompona* es polinizada por abejas del género *Eulaema* en una estrategia dual cuando los machos recolectan fragancias sobre los sépalos y pétalos, finalmente visitan el labio en busca de néctar. Sus frutos fragantes son consumidos y dispersados por roedores.

## 4.6

### *Cahuita*

**A**hí, a orillas del mar Caribe, aquel que con sus hermosas aguas cristalinas cada vez erosiona más el bosque. Flanqueada de corales mágicos, más blanqueados y menos exuberantes que en un pasado cercano. Contrastan los gigantes de madera, lentamente descomponiéndose de pie en el paraíso, Cahuita se vive con calma, Cahuita se vive en el alma. Ahí, entre la arena blanca, todo el largo de aquella costa está tapizado de una orquídea, la *Vanilla*.

La vainilla, uno de los sabores más apreciados del mundo, proviene de los frutos de la orquídea que lleva su nombre. Mientras que sus aplicaciones culinarias y cosméticas son mundialmente conocidas, sus intrincados aspectos ecológicos siguen siendo relativamente misteriosos. Más de 100 especies de vainilla prosperan en regiones tropicales de todo el mundo, pero solo algunas producen el compuesto aromático vainillina. En Costa Rica, especies como *Vanilla pompona* y *V. planifolia* aún florecen en sus hábitats naturales. Sin embargo, se sabe muy poco sobre sus polinizadores silvestres y sus mecanismos de dispersión de semillas en la naturaleza. La polinización de las flores de vainilla suele atribuirse a las abejas Euglossini. Después de años de trabajo de campo se logró efectivamente registrar estas abejas visitando las flores de *V. pompona*, revelando una inusual estrategia dual, combinando la recolección de fragancias con el engaño alimenticio. Los machos de Euglossini recolectan fragancias de los sépalos y pétalos para sus exhibiciones de

cortejo, pero esta actividad por sí sola no resulta en polinización. Para transferir el polen, las abejas son atraídas hacia el labio tubular de la flor por trazas de néctar, una recompensa engañosa que las incita a explorar más a fondo. Allí, recogen los polinarios al salir, fertilizando con éxito la flor. Si bien la recolección de fragancias juega un papel en la atracción de polinizadores, otras especies de vainilla dependen completamente del engaño alimenticio. Por ejemplo, *V. planifolia* y *V. odorata* producen flores con nectarios secos que imitan recompensas alimenticias. Las visitas son breves pero lo suficientemente efectivas para garantizar la polinización. En contraste, especies como *V. hartii* ofrecen néctar visible y medible, atrayendo tanto a pequeñas abejas Euglossini, que actúan como polinizadores efectivos, como a grandes ladrones de néctar, como los colibríes.

A diferencia de la mayoría de las orquídeas con semillas dispersadas por el viento, las semillas de vainilla son más pesadas, redondeadas y están encerradas en frutos carnosos y aromáticos. En la naturaleza, los frutos dehiscentes —los que se abren exponiendo las semillas— liberan una fragancia dulce que atrae a las abejas Euglossini. Estas abejas, atraídas por la vainillina, recogen inadvertidamente las semillas mientras recolectan fragancias, contribuyendo a su dispersión. Los frutos indehiscentes, que permanecen intactos a la madurez, atraen a roedores terrestres como las ratas espinosas, que consumen el fruto y luego excretan las semillas sin dañarlas. Cámaras trampa colocadas en el Parque Nacional Cahuita en Costa Rica han permitido observar otros dispersores inesperados, incluidos grillos y mamíferos arbóreos, aunque sus roles en la dispersión de semillas requieren más estudio.

Los aztecas, que llamaron a la vainilla tlixochitl o “flor negra”, entendían la ecología natural de la planta mucho mejor de lo que sugieren los conceptos modernos. El nombre se refiere a los frutos maduros y aromáticos que se abren en el bosque, como flores negras. A pesar de las asociaciones culturales con lo ordinario, no hay nada simple en esta orquídea. Desde sus complejas estrategias de polinización dual hasta sus multifacéticos mecanismos de dispersión de semillas, las relaciones ecológicas de la vainilla son un tapiz de adaptaciones. A medida que la investigación continúa, esta enigmática orquídea revela que merece admiración y exploración más profunda.

*Mientras Tanto*

**H**emos visto que la familia de las orquídeas, a pesar de la diversidad de sus adaptaciones florales para la transferencia de polen, depende principalmente de dos grupos de animales para garantizar su éxito reproductivo: los insectos y las aves. Prácticamente, se podría decir que las orquídeas están adaptadas únicamente a la polinización por estos animales, excluyendo a todos los demás. Sin embargo, informes ocasionales de polinizadores inusuales, como ratones y lagartijas, subrayan la extraordinaria versatilidad de esta familia de plantas.

Hablemos primero de los roedores. La mención de polinización por mamíferos en términos generales, es extremadamente rara en las orquídeas. Únicamente existe un registro, ya desestimado, de lo que se especulaba fuera polinización por murciélagos en *Vanilla*. Entre los mamíferos no voladores, sólo se ha sugerido tentativamente a los roedores, específicamente los ratones, como posibles polinizadores de orquídeas. La mayoría de las plantas con flores que son polinizadas por roedores, como las proteas (*Protea*) o los lirios erizo (*Massonia*) en Sudáfrica, se caracterizan por tener producir abundante néctar, emitir aroma a nueces o levadura y presentar flores abiertas y accesibles con polen abundante. Esta combinación de características es realmente muy atípica en las orquídeas, cuyas pequeñas y delicadas flores están principalmente adaptadas a insectos y aves.

Un estudio controversial afirma que los ratones son los polinizadores exclusivos de una especie de *Cymbidium*, el *C. serratum*. Esto sigue sin verificarse, y surgen dudas respecto al mecanismo de polinización. La precisión típicamente requerida por las orquídeas parece incompatible con el comportamiento de los roedores. A diferencia de las abejas, los ratones carecen de la precisión anatómica necesaria para transferir los polinarios de manera efectiva. Además, sus cuerpos cubiertos de vellos parecen poco aptos para la colocación de polinarios. Aunque es plausible que algunas orquídeas puedan desarrollar adaptaciones para polinizadores mamíferos, no existe evidencia concluyente, dejando por ahora, la polinización por roedores en orquídeas como un tema especulativo. Especialmente sospechoso es el hecho que se ha determinado que las demás especies de *Cymbidium* son polinizadas principalmente por abejas, y el *C. serratum* no presenta adaptaciones especiales como para afrontar un cambio tan radical de polinizador de abeja a roedor.

Hablemos ahora de reptiles. Los reptiles presentan un caso igualmente inusual. Es bien conocido que pequeñas lagartijas visitan flores para alimentarse de néctar y, en ocasiones, contribuyen a la polinización, especialmente en islas donde hay pocas fuentes de alimento y escasean los polinizadores. En la isla La Reunión, el gecko diurno *Phelsuma borbonica* ha sido observado visitando flores de *Angraecum*, que sabemos usualmente son polinizadas por polillas que buscan alimentarse de néctar. El gecko no logró polinizar estas flores de manera efectiva. Sin embargo, investigaciones sobre *Myrmecophila thomsoniana*, una orquídea rara de la isla Gran Caimán, ofrecen evidencia más prometedora. En su hábitat insular aislado, *M. thomsoniana* ha desarrollado la capacidad de atraer una amplia variedad de polinizadores, incluidos escarabajos, aves y también el anolis de garganta azul (*Anolis conspersus*). Esta lagartija, atraída por el néctar extrafloral, ocasionalmente interrumpe los esfuerzos de polinización de los escarabajos, al tratar de alimentarse del néctar extrafloral de esta orquídea. En el proceso de inspección en busca de alimento también se le ha registrado retirando polinarios. La colocación de los polinarios en la cabeza de la lagartija durante estas visitas sugiere que es posible su transporte a otra flor.



Los hallazgos preliminares indican que *Myrmecophila thomsoniana* podría haber adoptado estrategias de polinización generalistas para compensar la limitada diversidad de polinizadores en Gran Caimán. Estos ciertamente no son los polinizadores ideales, pero le permiten reproducirse bajo condiciones que no son óptimas. Esto refleja otros ecosistemas insulares donde las lagartijas desempeñan roles en la dispersión de semillas y la polinización de flores. La contribución del anolis, aunque esporádica y posiblemente temporal, resalta la capacidad de las flores de las orquídeas para adaptarse a su entorno.

Estas observaciones invitan a una mayor exploración de las interacciones entre reptiles y mamíferos con las orquídeas. La flexibilidad evolutiva mostrada por las orquídeas, incluidas las posibles asociaciones con polinizadores poco convencionales, refuerza su estatus como maravillas ecológicas. ¿Podrían existir más ejemplos desconocidos de estas relaciones? A medida que la investigación avanza, las orquídeas continúan sorprendiendo e inspirando.



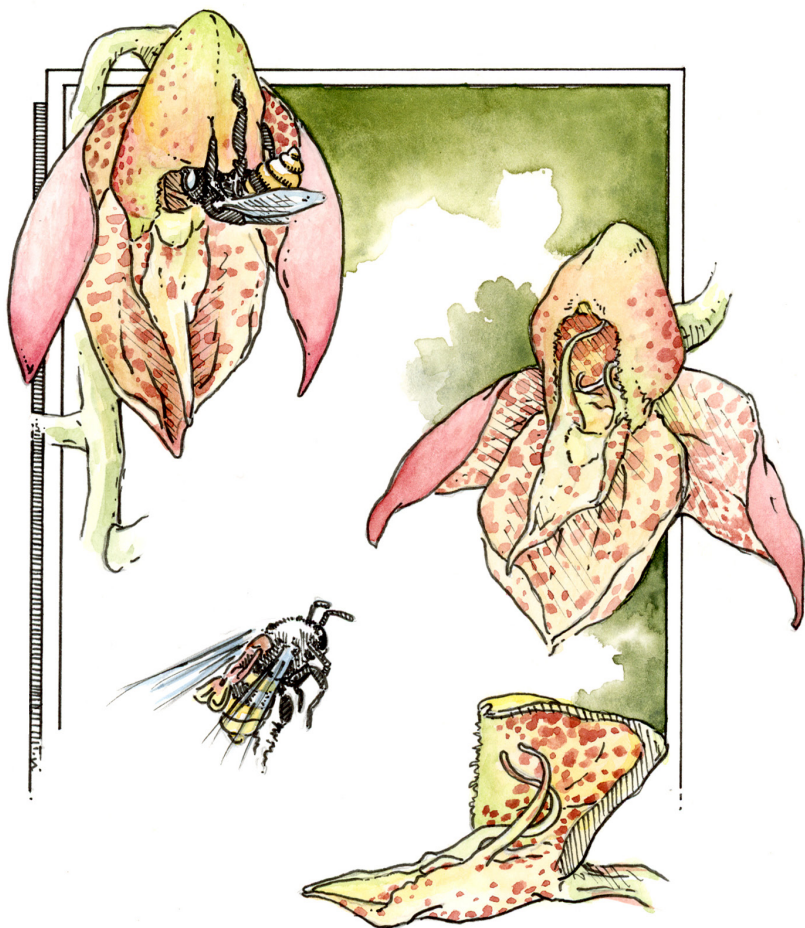
# *Capítulo 5*

## *El Rediseño*

En los capítulos anteriores, hemos revisado la diversidad de animales conocidos por polinizar flores de orquídeas y cómo son persuadidos para hacerlo, desde los sistemas de recompensa más simples hasta las estrategias de engaño más complejas entre las plantas con flores. También hemos analizado la diversidad de grupos de polinizadores que las orquídeas emplean para cumplir su propósito, desde los grupos más tradicionales como abejas y moscas, hasta animales menos comúnmente reclutados, como hormigas, trips y lagartijas.

Las flores de orquídeas parecen haber aprovechado a los animales tanto como les ha sido posible. Han seleccionado como polinizadores a los organismos que parecen ser más adecuados para el trabajo y han descartado a los que no lo son. Las orquídeas han encontrado la manera de reproducirse de la forma más eficiente, atrayendo a los transportadores de polen más efectivos al menor costo posible.

Sin embargo, dependen de sus polinizadores para tener éxito. Los animales tienen su propia agenda y, a veces, pueden ser impredecibles o poco fiables. Las orquídeas, han encontrado maneras de aumentar sus probabilidades de éxito reproductivo. Estos cambios específicos representan una mejora en la flor básica de la orquídea o en una estrategia particular de polinización, un “rediseño”, por así decirlo, realizado para asegurar la fertilización a toda costa. Estas “mejoras” particulares en el mecanismo de polinización son el tema de este capítulo.



**Figura 16.** Los miembros de Catasetinae, incluyendo el género *Catasetum*, tienen polinarios que se estiran y transforman luego de ser removidos por los polinizadores, una estrategia que evita que depositen el polinario en la misma flor en que lo removieron.

## 5.1

### *Algo Está Cambiando*

Las orquídeas son maestras de la polinización, empleando una mezcla de estrategias para equilibrar la reproducción y la diversidad genética. Aunque la autopolinización puede ser una solución vital en ausencia de polinizadores, presenta riesgos de depresión endogámica, disminuyendo la aptitud de la descendencia. Para contrarrestarlo, las orquídeas han desarrollado mecanismos sofisticados para fomentar la polinización cruzada, como la protandria y la transformación del polinario.

Hablamos de dicogamia cuando las fases masculinas y femeninas de la flor están separadas temporalmente. En especies protándricas, las flores comienzan siendo masculinas y luego se vuelven femeninas, reduciendo las posibilidades de autopolinización. Por ejemplo, *Neottia ovata* combina protandria con un mecanismo explosivo único en el rostelo. Al inicio, la flor es funcionalmente masculina, con el rostelo bloqueando el acceso al estigma. Cuando se toca, el rostelo expulsa una gota viscosa que adhiere el polen al polinizador. Más tarde, el estigma se expone, permitiendo la transferencia de polen de otras plantas. Darwin y Joseph Hooker se maravillaron ante esta precisión, describiendo el mecanismo como “sensible” y “notable.”

Otras orquídeas presentan variaciones de la protandria. En *Pleurothallis eumecocaulon*, el estigma está inicialmente cubierto por una antera y el rostelo, pero una vez que se retira el polinario, el rostelo gira hacia arriba y

expone el estigma al día siguiente. De manera similar, las especies del género *Spiranthes* utilizan una floración secuencial en sus inflorescencias en espiral: las flores inferiores se vuelven femeninas primero, mientras que las superiores permanecen masculinas. Esto guía a los polinizadores a depositar polen en las flores más viejas antes de recolectar polen nuevo de las flores más jóvenes.

Entre las Catasetinae, *Mormodes*, un género conocido por sus columnas torcidas, ofrece otra variación de la protandria. Inicialmente, la columna obstruye el estigma, haciendo que la flor sea funcionalmente masculina. Después de que se retira el polinario, la columna se endereza gradualmente, exponiendo el estigma para la fertilización. Además, los polinarios de *Mormodes* experimentan una transformación dramática: se enrollan firmemente al ser retirados, luego se desenrollan y se alargan con el tiempo, asegurando que el polen esté listo solo después de que el polinizador haya dejado la planta. En otros géneros de Catasetinae como *Catasetum* y *Cycnoches*, la transformación del polinario es menos drástica. Sin embargo, la transformación del polinario, un fenómeno descrito en detalle por Darwin, resalta el ingenio evolutivo de las orquídeas. Después de ser retirados, los polinarios suelen sufrir cambios estructurales como encogimiento, enrollamiento y reorientación. Estas transformaciones retrasan la deposición de polen en el estigma de la misma planta, reduciendo la geitonogamia (autopolinización entre flores de la misma planta). Por ejemplo, en *Eulophia parviflora*, el tiempo de transformación varía según la subespecie, reflejando el comportamiento de sus polinizadores: escarabajos lentos versus abejas rápidas.

En algunas orquídeas, como las especies brasileñas de *Bulbophyllum*, los polinarios se encogen significativamente tras ser retirados, permitiéndoles encajar en cavidades estigmáticas estrechas. Más allá de las orquídeas, la transformación del polinario también ocurre en la familia Apocynaceae, mostrando cómo las plantas optimizan la polinización mediante la reconfiguración estructural. Los estigmas sensibles, la protandria y la transformación del polinario ejemplifican la compleja interacción entre la anatomía floral y el comportamiento de los polinizadores. Darwin habría disfrutado enormemente viendo cómo estos mecanismos reflejan las exquisitas adaptaciones evolutivas de las orquídeas en su búsqueda por el éxito reproductivo.

## 5.2

### *Tu Cárcel*

Aunque parecen inmóviles, las plantas poseen sorprendentes capacidades de movimiento. Trepan, ajustan la posición de sus hojas e incluso atrapan insectos para sobrevivir. Estos movimientos cautivaron a Charles Darwin, inspirándolo a escribir obras como *The Power of Movement in Plants* (1880). Su interés se extendió a las orquídeas, donde estudió las modificaciones evolutivas de sus estructuras florales. Sin embargo, nunca llegó a observar orquídeas con mecanismos de disparo activos, como las del género *Pterostylis*, célebres por su labio trampa.

Nativas de Australasia, las orquídeas *Pterostylis* destacan por sus flores conocidas como “capuchas verdes” y sus labios activos y sensibles al tacto. Este mecanismo, documentado por primera vez en 1832 por John Lindley, consiste en un labio móvil que se cierra al menor contacto. A diferencia de otras orquídeas cuyos movimientos son pasivos, provocados por el viento o el agua, los labios de *Pterostylis* se contraen activamente, atrapando insectos visitantes. Esta adaptación asegura la polinización al obligar a los insectos a atravesar un túnel para escapar, llevando consigo el polen.

Darwin lamentó no haber estudiado *Pterostylis* de primera mano. Más tarde, el botánico neozelandés Thomas Cheeseman detalló cómo el labio trampa facilita la reproducción. Los insectos, atraídos por la flor, quedan atrapados en su capucha. Para escapar, deben recorrer un camino que facil-

ita la transferencia de polen. Las observaciones de Cheeseman fueron tan significativas que Darwin las citó extensamente en la segunda edición de su estudio sobre orquídeas.

Descubrimientos recientes arrojaron aún más luz sobre *Pterostylis*, revelando que *P. sanguinea* emplea engaño sexual para atraer a sus polinizadores. Los machos de mosquitos confunden la flor con una pareja y realizan movimientos copulatorios que activan el cierre del labio. De esta cárcel solo logran escapar tras asegurar la transferencia de polen. Esta estrategia resalta la ingeniosidad evolutiva de *Pterostylis* y su dependencia de polinizadores específicos. Este caso particular de engaño sexual combinado con la captura de los insectos resulta particularmente cruel, pero altamente eficiente para las flores de estas orquídeas.

Los mecanismos de trampa no son exclusivos de *Pterostylis*. Orquídeas neotropicales como *Specklinia* y *Porroglossum* también presentan labios sensibles al tacto. Descubiertos en el siglo XIX, la relevancia de estos mecanismos mecánicos sigue siendo en gran parte desconocidos. Las flores de *Specklinia*, específicamente aquellas especies clasificadas previamente en el género *Acostaea*, tienen labios altamente sensibles que se reinician durante la noche tras activarse. Estas diminutas flores son visitadas por pequeñas moscas, pero los detalles de atracción de los insectos es aún completamente desconocida. Por su parte, los labios de las flores de *Porroglossum* se cierran más gradualmente, tardando algunos segundos en cerrarse y minutos en reabrirse. Hay numerosas especies de *Porroglossum* en los bosques de los Andes, y muchas tienen colores atractivos y patrones muy particulares. Por ejemplo, aunque se han observado moscas interactuar con flores de *Specklinia* y *Porroglossum*, su rol exacto como polinizadores no está claro.

Darwin habría estado fascinado por estas orquídeas. Su capacidad para atraer, atrapar y explotar a los insectos para la polinización demuestra la creatividad y complejidad de la naturaleza. Al combinar movimiento, mimetismo y engaño, estas plantas desafían las expectativas, revelando un mundo de movimiento que trasciende la imagen estática que solemos asociar con las plantas.



### 5.3

## *La Chispa Adecuada*

Los exploradores europeos que llegaron al sudeste asiático quedaron fascinados por su exuberante flora, y entre sus descubrimientos destacó la notable floración masiva sincrónica de la orquídea *Dendrobium crumenatum*. Documentada por primera vez en 1887 por el botánico holandés Melchior Treub y posteriormente estudiada en detalle por el botánico belga Jean Massart, esta orquídea florece en perfecta sincronía, independientemente de su ubicación o condiciones de cultivo. Massart describió cómo plantas, incluso arrancadas de los árboles o trasplantadas, florecían al mismo tiempo, como si respondieran a una señal invisible. Este fenómeno de floración masiva sincrónica es crucial para la reproducción de *D. crumenatum* y desde entonces se ha observado en varias especies de orquídeas en todo el mundo.

La naturaleza efímera de las flores de las orquídeas presenta desafíos significativos para la polinización. Mientras que algunas orquídeas producen flores muy duraderas, muchas otras —como *Dendrobium crumenatum*— tienen flores que se marchitan en un solo día. Para compensar, estas especies dependen de floraciones gregarias o sincrónicas en la que se producen miles de flores al mismo tiempo con el fin de atraer polinizadores de manera eficiente. En *D. crumenatum*, una caída de temperatura de aproximadamente 5 °C actúa como desencadenante, haciendo que los brotes inactivos florezcan en sincronía unos ocho días después. Esta breve exhibición

floral coincide con las visitas de polinizadores como la abeja *Apis cerana*, lo que maximiza la transferencia de polinarios.

La floración sincrónica no se limita a las orquídeas. El bambú, por ejemplo, florece rítmicamente según una programación genética, con grupos enteros que florecen una sola vez en su vida antes de morir. En el bambú, la fecha de floración ya está predeterminada genética en cada individuo al momento de germinar. En contraste, las orquídeas y otras plantas tropicales, como la planta del café, dependen de señales ambientales para activarlas. Esta “chispa”, como la lluvia o cambios de temperatura para avivar la coordinación de su floración. En Costa Rica, *Myoxanthus parahybunensis* presenta floración masiva unos pocos días durante los meses de noviembre o diciembre, probablemente debido a cambios estacionales, aunque las señales específicas siguen siendo inciertas. Observaciones similares se han realizado en especies de *Sobralia* y plantas de café, donde la rehidratación tras la sequía estimula la floración.

Los mecanismos precisos detrás de la floración sincrónica siguen siendo un misterio para muchas orquídeas. Factores como el fotoperíodo, la humedad y la temperatura interactúan de formas complejas, variando entre especies. Sin embargo, lo que está claro es la ventaja evolutiva de responder a un estímulo y tener floración sincronizada: maximiza el éxito reproductivo al atraer polinizadores hacia un estallido concentrado de flores, asegurando una transferencia eficiente de polen. Esta estrategia destaca la notable adaptabilidad y sofisticación ecológica de las orquídeas, cuya supervivencia depende de estas intrincadas tácticas reproductivas.



## 5.4

### *La Dosis Perfecta*

**E**n el año 400 a. C., el historiador griego Jenofonte describió cómo su ejército, al regresar victorioso de Persia, consumió miel local cerca del Mar Negro y quedó desorientado, nauseabundo e incapacitado. Esta “miel loca”, que más tarde fue utilizada estratégicamente por el rey Mitrídates para incapacitar a los soldados romanos, se deriva del néctar de las flores de rododendro, que contiene neurotoxinas llamadas grayanotoxinas. Aunque puede ser fatal en altas dosis, las propiedades intoxicantes de esta miel insinúan las complejas interacciones entre las plantas, sus metabolitos secundarios y sus roles ecológicos. Las orquídeas, también, usan el néctar no solo como atrayente, sino como herramienta de manipulación, al contener compuestos que atraen y causan la sedación de sus polinizadores.

La hipótesis del “polinizador ebrio” sugiere que el néctar intoxicante ralentiza a los polinizadores, reduciendo su capacidad para acicalarse y aumentando la probabilidad de una transferencia efectiva de polen. Este fenómeno se observa en orquídeas como *Epipactis helleborine* y *E. purpurata*, donde las avispas sociales, los principales polinizadores, se vuelven lentas después de alimentarse del néctar. Estudios iniciales revelaron la presencia de etanol en el néctar, producido por fermentación microbiana facilitada por los mismos polinizadores. Esto añade aminoácidos y alcohol al néctar, intensificando sus efectos. Sin embargo, investigaciones posteri-

ores descubrieron compuestos narcóticos adicionales, como la morfina, que podrían explicar el comportamiento errático y sedado de las avispas.

Las orquídeas *Epipactis* también emplean el engaño para atraer polinizadores. Las flores emiten compuestos volátiles que imitan las señales químicas de alarma que producen las plantas cuando son atacadas por herbívoros. Estas señales, similares a las de repollos infestados de orugas, atraen a avispas depredadoras en busca de presas para sus larvas. En lugar de encontrar orugas, las avispas se topan con un cóctel narcótico de néctar dulce, que las deja demasiado intoxicadas para reaccionar rápidamente, asegurando que transfieran polen al moverse torpemente de una flor a otra.

Esta estrategia dual de mimetismo e intoxicación ilustra la genialidad de las orquídeas *Epipactis*. Lo que podría parecer una flor modesta es, en realidad, una maestra de la manipulación. Al atraer avispas con aromas engañosos e incapacitarlas con narcóticos, estas orquídeas garantizan su polinización. La aparentemente simple *Epipactis* que crecen en muchos jardines en zonas templadas puede esconder un mundo de intriga, empleando tácticas sofisticadas para perpetuar su linaje con la cooperación involuntaria de avispas cómodamente entumecidas.



## 5.5

### *El Lado Oscuro*

Las orquídeas emplean estrategias reproductivas diversas, incluyendo la polinización cruzada y la autopolinización (autogamia), para adaptarse a condiciones ambientales cambiantes. En el páramo El Ángel, en Ecuador, las condiciones extremas —frío, viento y gran altitud— han llevado a varias especies de orquídeas, incluyendo *Brachionidium* y *Lepanthes*, a evolucionar flores cleistógamas, que se autofertilizan cuando están aún en botón. Aunque esta autogamia asegura la reproducción en ausencia de polinizadores, tiene el costo de reducir la variabilidad genética y aumentar el riesgo de depresión endogámica.

Esta autopolinización ocurre de manera autónoma, sin vectores externos. A pesar de sus desventajas, es un mecanismo eficaz cuando la polinización cruzada es poco confiable. Orquídeas como *Dactylorhiza fuchsii* demuestran autogamia facultativa, priorizando la polinización cruzada pero recurriendo a la autopolinización cuando los polinizadores son escasos. Estudios han revelado que la autogamia no es rara, ocurriendo en aproximadamente el 19% de las orquídeas con datos disponibles sobre polinización, subrayando su importancia evolutiva.

La autogamia es particularmente ventajosa en hábitats hostiles o aislados, como altitudes extremas, islas o límites geográficos. Por ejemplo, *Holcoglossum amesianum* se autofertiliza durante la estación seca mediante

la transformación del polinario, donde la tapa de la antera se dobla para permitir el contacto del polen con el estigma. De manera similar, *Gymnadenia conopsea* presenta “autogamia accidental” como un subproducto de la reconfiguración del polinario adaptada a la remoción por insectos.

Las orquídeas logran la autogamia mediante adaptaciones estructurales, como la reducción o pérdida del rostelo, que normalmente separa los órganos masculinos y femeninos. En orquídeas cleistógamas como *Stelis deregularis*, las flores carecen de un rostelo funcional, lo que permite que los polinios entren en contacto directo con el estigma. En orquídeas micotróficas, la degradación del rostelo puede compensar la baja visita de insectos en hábitats hostiles.

Esta autogamia representa una paradoja evolutiva muy interesante. A pesar de la extrema especialización para la polinización cruzada, las orquídeas a veces desarrollan mecanismos de autopolinización en respuesta a presiones ambientales. Darwin mismo quedó perplejo con el fenómeno de que las orquídeas evolucionen adaptaciones complejas para la polinización cruzada solo para desarrollar autogamia después. El botánico alemán Hermann Müller explicó este lado oscuro de las orquídeas de la mejor manera: “*La autofertilización es infinitamente mejor que la esterilidad.*”

La autogamia a menudo se asocia con anomalías morfológicas como el pelorismo, donde las estructuras florales revierten a formas primitivas. En Costa Rica, individuos cleistógamos de *Masdevallia cupularis* presentan pétalos y labios anómalos, lo que ha llevado a la clasificación errónea de especies relacionadas. De manera similar, el pelórico *Phragmipedium lindenii*, con su labio similar a un pétalo y tres anteras fértiles, fue inicialmente clasificado como un género separado antes de que los estudios de ADN confirmaran su naturaleza autógama. Si bien la autopolinización tiene limitaciones, su amplia presencia en las orquídeas subraya su papel como una estrategia reproductiva vital en entornos impredecibles. Mecanismos como la transformación del polinario y la cleistogamia aseguran el éxito reproductivo cuando la polinización externa falla. Como observó Darwin, el objetivo final de las orquídeas es la reproducción por cualquier medio necesario, un testimonio de su resiliencia y capacidad de adaptación.

## 5.6

### *No Ha Pararado de Llover*

Aunque Londres suele ser estereotipada como una ciudad lluviosa, su promedio anual de lluvia de apenas entre 500 y 700 mm es muy modesto en comparación con las regiones ecuatoriales. Lugares realmente pluviales, como Mawsynram y Cherrapunji en India, así como López de Micay en Colombia, registran más de 12.000 mm anuales, ganándose el título de lugares más lluviosos del mundo. Estas lluvias extremas generan desafíos para las plantas, dado que provocan problemas incluyendo daños a las flores, dilución del néctar y disminución de la actividad de los polinizadores. Sin embargo, las orquídeas prosperan en estas condiciones, y han adaptado sus estrategias reproductivas para convertir las fuertes lluvias en una ventaja, incluso usándola como parte de la polinización misma.

La autopolinización asistida por la lluvia, conocida como ombrofilia, es una adaptación extraordinaria en ciertas orquídeas. Este proceso utiliza gotas de lluvia como vector externo para la fertilización, permitiendo que estas plantas se reproduzcan incluso cuando los polinizadores escasean. En *Acampe rigida*, una orquídea epífita de Asia, las gotas de lluvia desprenden la capucha de la antera, lo que hace que los polinarios se proyecten hacia el estigma. Este mecanismo asegura la reproducción durante la temporada de lluvias, pero deja espacio para la polinización cruzada en días secos dejando abierta la oportunidad de polinización cruzada.

Otras especies también aprovechan la lluvia para facilitar la autopolinización. *Liparis loeselii* se autopoliniza de manera autónoma, pero la lluvia acelera el proceso al hacer que los polinios caigan sobre el estigma. De manera similar, en *Cyrtopodium polyphyllum*, la lluvia disuelve las secreciones del estigma, facilitando la autopolinización cuando los polinizadores, como las abejas, están ausentes debido a las fuertes precipitaciones. Incluso especies invasoras como *Oeceoclades maculata* utilizan la lluvia para aumentar la producción de frutos, asegurando el éxito reproductivo en hábitats diversos.

Un ejemplo fascinante es el de *Liparis kumokiri*, una orquídea japonesa que florece durante la temporada de lluvias. Las investigaciones muestran que las gotas de lluvia suministrada de forma artificial pueden replicar el papel de la lluvia natural al desprender la capa de la antera y depositar los polinios sobre el estigma. Sin embargo, los efectos combinados de la lluvia natural y las vibraciones del viento resultan en una mayor producción de frutos, demostrando cómo las orquídeas optimizan los factores ambientales para garantizar su reproducción.

Otras orquídeas, como *Platanthera aquilonis*, utilizan rocío o niebla para transportar los polinios dentro de las flores, depositando el polen en el estigma cuando las gotas de agua se evaporan. Esta adaptabilidad permite que las orquídeas sobrevivan y se reproduzcan en climas extremos y variables, demostrando la resiliencia de sus estrategias reproductivas. La polinización abiótica en orquídeas es rara debido a la naturaleza compacta y pesada de sus polinarios, lo que limita la eficiencia del transporte por viento o agua. Sin embargo, estos mecanismos especializados de autopolinización asistida por la lluvia y viento — como veremos a continuación — revelan la notable capacidad de las orquídeas para adaptarse a entornos desafiantes. Al aprovechar el poder disruptivo de las lluvias, las orquídeas aseguran su supervivencia, transformando las condiciones climáticas adversas en oportunidades para el éxito reproductivo.



## 5.7

### *Cuando Pase el Temblor*

**D**arwin estaba maravillado con los labelos vibrantes de las orquídeas del género *Bulbophyllum*, una característica particular de las flores de especies que pertenecen a este género. Esta particularidad llevó al naturalista a plantear que las vibraciones tenían un papel funcional en la polinización.

“En algunas especies... el labelo está provisto de una barba de pelos finos, y se dice que estos hacen que el labelo esté en movimiento casi constante ante la más mínima bocanada de aire. No puedo conjeturar cuál puede ser el uso de esta extrema flexibilidad y facilidad de movimiento en el labelo.” — Charles Darwin (1877)

Aunque el viento no puede transportar directamente los densos polinarios de las orquídeas, parece sí puede actuar como un agente auxiliar en la polinización. En ocasiones se ha sugerido que los labelos vibrantes podrían también imitar presas, utilizando vibraciones y texturas para atraer moscas, sin embargo su función parece ser otra. En *B. penicillium*, los movimientos del labio inducidos por el viento ayudan a pequeñas moscas a alcanzar la columna de la flor, transfiriendo así de manera exitosa el polen. Estos movimientos, descritos como ondulaciones similares al movimiento de una oruga, levantan a los polinizadores hasta la posición adecuada, ase-

gurando una fertilización exitosa. Mecanismos similares se han observado en especies brasileñas de *Bulbophyllum* polinizadas por moscas del género *Pholeomyia*. El viento presiona el labio, sobre el cual se encuentra el insecto contra la columna, permitiendo la extracción del polinario al contactar al visitante con la capa de la antera.

La subtribu Pleurothallidinae, que incluye géneros estrictamente neotropicales como *Trichosalpinx* y *Anathallis*, ha desarrollado adaptaciones similares de manera independiente a los de *Bulbophyllum*. Las flores de algunos miembros de estos dos grupos de orquídeas en ocasiones son prácticamente indistinguibles. En estos géneros de Pleurothallidinae las flores también tienen labios delicadamente sujetos que tiemblan con el viento. Ahora sabemos además que son estructuralmente similares, a pesar de no estar emparentadas. Esta convergencia en estrategias de polinización destaca la ingeniosidad evolutiva de las orquídeas, particularmente en hábitats abiertos y ventosos.

Además de los labios, algunas especies de *Bulbophyllum* presentan apéndices notoriamente ornamentados, sensibles al viento. Un ejemplo son los apéndices en forma cilíndrica en las flores del *Bulbophyllum macrorhopalon* o los pelos similares a patas de araña que portan las flores de *B. tarantula*. Aunque su función es desconocida, estos apéndices probablemente juegan un papel en la atracción, manipulación de polinizadores, o en la dispersión de los aromas que emiten las flores. Otro ejemplo notable es *Bulbophyllum nocturnum*, cuyas flores se abren exclusivamente por la noche. A pesar de su curiosa antítesis nocturna y apéndices conspicuos, la función exacta de estas características en el éxito reproductivo de esta especie sigue siendo un misterio.

El viento también facilita la autopolinización en ciertas orquídeas. Por ejemplo, en *Ophrys apifera*, si el polinario no es removido por los polinizadores, la capa de la antera se seca y este sale naturalmente. Esto causa que los polinios se balanceen frente al estigma ayudados por las largas caudículas. La ráfagas de viento facilitan el movimiento de los polinios y eventualmente causan que sean introducidos al estigma. En Costa Rica, *Ornithocephalus lankesteri* utiliza un mecanismo similar: las corrientes de

aire oscilan el polinario en forma de péndulo, y eventualmente hacen que este contacte el estigma. En ambos casos se trata de autogamia en la que el viento juega un papel asistencial.

La anemofilia (polinización por viento) y la ombrofilia (polinización asistida por lluvia) probablemente actúan como mecanismos auxiliares en muchas orquídeas. Estos procesos son especialmente valiosos en condiciones difíciles, donde los polinizadores tradicionales son escasos. Sin embargo, su prevalencia sigue siendo poco estudiada debido a la necesidad de trabajo de campo extenso. El viento y la lluvia, a menudo vistos como barreras para la polinización, pueden ser contribuyentes críticos al éxito reproductivo de las orquídeas, demostrando su notable capacidad de adaptación.



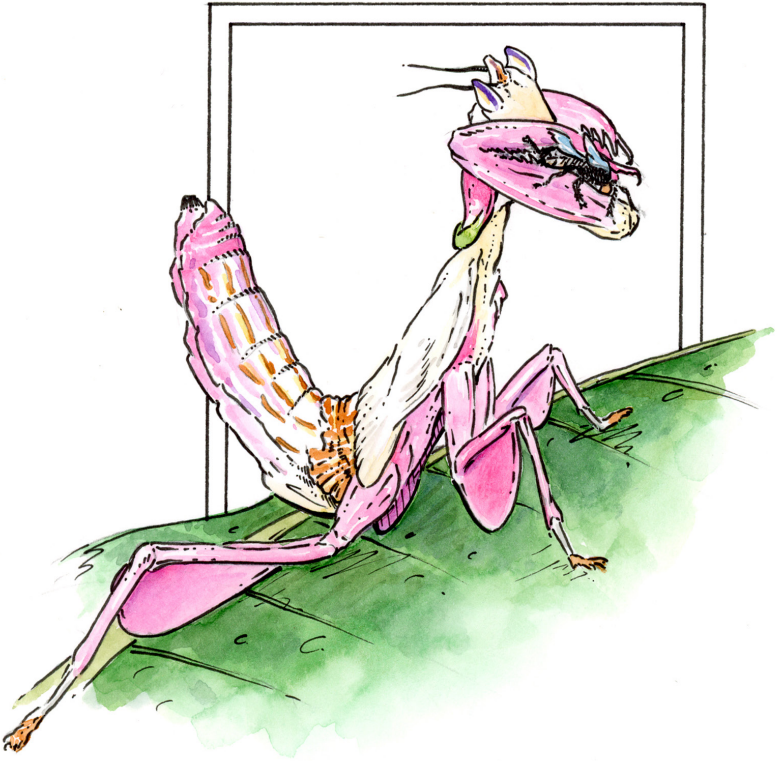
# ***Capítulo 6***

## ***Las Falacias***

Quizás tengamos una fascinación innata por el misticismo que rodea a las orquídeas y sus intrincadas estrategias para asegurar su perpetuación. Una apasionada relación con lo misterioso, por así decirlo. O tal vez sea simplemente el desafío de comprender su abrumadora complejidad. Por cualquier motivo, la perpetuación de creencias erróneas es extremadamente común cuando se trata de las orquídeas, especialmente en lo que respecta al sexo.

Desde el mismo origen del nombre orquídea, atribuido a la mitología romana o griega, las orquídeas han sido invariablemente asociadas con la lujuria y la belleza. Pero incluso los supuestos orígenes de este mito, repetidos miles de veces durante más de tres siglos, han sido cuestionados. Al igual que la invención de la imprenta en el siglo XV permitió una rápida difusión de la literatura —con hechos y errores—, el internet ha fomentado este proceso a una escala aún más rápida y amplia, hasta el punto de que es más difícil refutar una creencia generalizada que proponer una nueva hipótesis.

Algunas ideas se han afirmado tantas veces que parece que olvidamos que requieren verificación. Cuando profundizamos en el origen de estos hechos aparentes, podemos descubrir que hay muy poca evidencia que los respalde. La polinización de orquídeas está lejos de ser inmune a estas ilusiones. La mayoría de las falacias recurrentes sobre la ecología de las orquídeas y sus polinizadores se han discutido en capítulos anteriores. Las que no encajaron bien en otro lugar se abordan aquí.



**Figura 17.** La mantis de las orquídeas, como se le conoce al *Hymenopus coronatus*, es un espectacular depredador que embosca y se alimenta de insectos polinizadores al mimetizar flores.

## 6.1

### *Animal*



n 1879, durante una visita a Indonesia, el escritor Inglés James Hingston reportó una orquídea de flores rojas que activamente capturaba y se alimentaba de mariposas y moscas. El vívido relato que Hingston ofreció sobre una planta con sistema nervioso y una flor que consumía insectos resultó ser un caso de identidad equivocada: el depredador no era una orquídea, sino un animal. Se trataba de *Hymenopus coronatus*, hoy conocido como la mantis de las orquídeas. Este insecto fascinante se distingue entre las mantis por su capacidad para imitar flores para capturar sus presas, en lugar de simplemente camuflarse con la vegetación. Con patas que parecen pétalos y un abdomen ancho y colorido, la mantis de las orquídeas ha desarrollado una estrategia increíblemente efectiva para atraer y emboscar polinizadores, que caen en su trampa mortal.

Desde el siglo XIX, la mantis de las orquídeas ha sido asociada con flores específicas de Orchidaceae, especialmente aquellas grandes y llamativas como las *Phalaenopsis*. Alfred Russel Wallace describió su parecido con el labelo y los pétalos de una orquídea rosada, destacando su habilidad para engañar a los insectos polinizadores. La idea de un insecto que imita una flor de orquídea es realmente apasionante. Sin embargo, si la mantis imita una flor de orquídea específica, entonces se espera que la planta, por ejemplo un *Phalaenopsis*, esté presente en los sitios donde vive

la mantis, y esto no ocurre. En cambio, estudios modernos han demostrado que la mantis no está imitando una flor específica, sino que su apariencia y colores caen dentro del rango visual que los polinizadores asocian con flores en general. En un experimento de 2014, científicos midieron el espectro de color de las mantis y de flores locales, y concluyeron que los insectos polinizadores no pueden distinguir entre las mantis y diversas flores locales. Sorprendentemente, los investigadores constataron que los polinizadores en ocasiones incluso preferían a la mantis sobre las flores reales, probablemente debido a las feromonas que liberan las mantis juveniles para atraer a las abejas melíferas orientales.

Pero hay más en esta historia. La mantis de las orquídeas no está limitada a posarse sobre flores. Se encuentra en hojas, cortezas, ramas e incluso en el suelo, lo que resalta su estrategia audaz: imitar una flor independientemente de su entorno. Este comportamiento es similar a la estrategia de las flores de orquídeas que no ofrecen recompensa, en el sentido que atraen polinizadores aprovechando la proximidad a otras flores que sí ofrecen néctar. Al ubicarse en áreas con alta densidad floral, la mantis de las orquídeas aumenta las probabilidades de atraer polinizadores a su trampa.

Una de las características más notables de esta mantis es su dimorfismo sexual. En *Hymenopus coronatus*, las hembras son significativamente más grandes que los machos, una adaptación que maximiza su eficacia como depredadoras. Su gran tamaño les permite a las hembras imitar flores más grandes y atraer polinizadores mayores. Mientras tanto, los machos, que son notoriamente más pequeños, cazan insectos menos especializados y de menor dimensión. Este dimorfismo no solo reduce la competencia entre los dos sexos por alimento, sino que también asegura que ambos puedan prosperar en su entorno compartido.

El mimetismo de la mantis de las orquídeas es un ejemplo único en el mundo animal. A diferencia de otros depredadores que utilizan camuflaje para ocultarse, esta mantis adopta un enfoque audaz al imitar flores para atraer activamente a sus presas. Este fenómeno, conocido como engaño alimenticio generalista, muestra cómo las adaptaciones evolutivas pueden ser altamente efectivas en múltiples niveles. Además, las feromonas de los



individuos juveniles complementan su engaño visual, ofreciendo una estrategia multifacética para atraer a los polinizadores, a pesar de que no estén imitando una flor específica.

La mantis de las orquídeas no imita una orquídea como nos han hecho creer. Sin embargo, desafía nuestra percepción de las relaciones entre depredadores y presas, al mismo tiempo que realza el cómo la naturaleza puede difuminar las líneas entre plantas y animales. Su combinación de mimetismo visual, señales químicas, y una marcada especialización depredadora no tiene paralelo en el reino animal. Estudiar al *Hymenopus coronatus* continúa ofreciendo nuevas perspectivas sobre la coevolución y las complejas estrategias de supervivencia en la naturaleza. Este insecto no solo imita flores: ha convertido la belleza de las mismas en un arma letal, demostrando que en la naturaleza, incluso lo más encantador puede ser mortal.





**Figura 18.** Las arañas cangrejo emboscan a los insectos que visitan flores de orquídeas en Costa Rica, en este caso una mosca es capturada al visitar una flor de la exótica *Coelogyne intermedia*.

## 6.2

### *Amargo*

Los estudios sobre polinización suelen centrarse en las interacciones entre las flores y los polinizadores, pero estas relaciones son solo parte de una red ecológica compleja. Los antipolinizadores —depredadores que emboscan a los polinizadores en o cerca de las flores— desempeñan un papel poco estudiado en la reproducción de las plantas. Estos depredadores incluyen arañas, aves e incluso serpientes, como la venenosa *Bothrops atrox*, que se observó cazando colibríes en las inflorescencias de la orquídea *Elleanthus* en Colombia. Si bien estos depredadores pueden perjudicar a los polinizadores, su presencia no siempre es un trago amargo. Puede tener consecuencias inesperadas, como promover la polinización cruzada.

En algunos casos, los antipolinizadores pueden beneficiar indirectamente a las plantas al alentar a los polinizadores a visitar varias flores en lugar de permanecer en una sola planta. Esto coincide con la hipótesis del botánico Alwyn Gentry, quien sugirió que los depredadores atraídos por árboles con floración masiva dispersaban a los polinizadores y promovían la fertilización cruzada. De manera similar, estudios sobre orquídeas en Europa han mostrado que la presencia de arañas cangrejo en las inflorescencias no reduce necesariamente el éxito reproductivo. En cambio, estos depredadores podrían acortar las visitas de los polinizadores, aumentando las posibilidades de polinización cruzada.

Las arañas son uno de los antipolinizadores más comunes en los ecosistemas de orquídeas. Las arañas cangrejo, por ejemplo, imitan los colores de las flores con tanta precisión que son casi invisibles tanto para sus presas como para los investigadores. En Indonesia, se han visto arañas tejiendo telas frente a las flores de orquídeas como *Dendrobium crumenatum* para capturar abejas polinizadoras. Comportamientos similares se han documentado en Costa Rica, donde las arañas suelen esconderse en las inflorescencias de *Epidendrum radicans* y *Stelis gelida*, utilizándolas como terrenos de caza. También se ha observado a lagartijas *Anolis* camuflándose en orquídeas como *Oncidium stenotis*, destacando aún más la diversidad de depredadores que interactúan con las flores de las orquídeas.

Las hormigas, a menudo atraídas por nectarios extraflorales, desempeñan un doble papel en los ecosistemas de orquídeas. Mientras que defienden a las plantas contra herbívoros, también pueden interrumpir las visitas de los polinizadores. Por ejemplo, en flores de vainilla, las hormigas corren y ahuyentan los polinizadores potencialmente acortando sus visitas. Este comportamiento agresivo puede reducir la frecuencia de polinización, pero también podría favorecer la polinización cruzada al desincentivar que los polinizadores permanezcan demasiado tiempo en flores individuales.

El papel de los antipolinizadores en la reproducción de las orquídeas plantea muchas preguntas sin respuesta. ¿Estos depredadores usan universalmente las orquídeas o prefieren ciertas especies? ¿Cómo influyen factores como el tamaño de la inflorescencia, la longevidad de las flores y el comportamiento de los polinizadores en su prevalencia? ¿Son los antipolinizadores puramente perjudiciales o aumentan en ocasiones la aptitud de las plantas al promover la diversidad genética?

Dada su prevalencia e importancia ecológica, los antipolinizadores merecen más atención. Se necesitan estudios de campo para evaluar su impacto en la reproducción de las orquídeas, particularmente en especies que podrían atraer mayores densidades de depredadores. Comprender estas interacciones podría revelar nuevos conocimientos sobre las dinámicas complejas de los sistemas de polinización de orquídeas y las redes ecológicas más amplias en las que habitan.

### 6.3

## Turrialbeño

Y o me crié en Turrialba, aquella de montes verdes y cafetos en flor. Situado entre montañas, en las faldas de un volcán homónimo, con una elevación media y clima tropical, Turrialba es un sitio que albergó civilizaciones milenarias, con una exuberante riqueza natural. Óptimo para la proliferación de las orquídeas, que junto con los cactus, bromelias y aráceas, ocultan las tupidas ramas de sus bosques. Es un privilegio crecer trezado con la naturaleza, y es un privilegio ser turrialbeño. Ahí, cada octubre los porós y las cercas vivas de *Hibiscus* se llenan de florecillas amarillas con manchas café. Las largas inflorescencias del *Oncidium stenotis*, una orquídea extremadamente común en la campiña azucarera, se estiran por varias semanas antes de dar inicio al espectáculo que es la ‘lluvia de oro’ en completa floración.

Se rumora que esas flores son polinizadas a través del llamado pseudoantagonismo, un fenómeno desconocido fuera de las orquídeas. Esta enigmática estrategia se basa en explotar los instintos territoriales agresivos de los machos de abejas *Centris*. Este comportamiento, en el que las flores supuestamente imitan a abejas rivales u otros intrusos, provoca que los machos territoriales golpeen las flores, logrando transferir el polen en el proceso. Aunque es fascinante, las pruebas que respaldan esta estrategia son escasas y objeto de debate. Los machos de *Centris* son solitarios y territoriales, marcando áreas específicas con olores y patrullándolas agresivamente

durante las mañanas. Defienden su espacio de intrusos, incluidas otras abejas e incluso objetos inanimados como hojas o ramas. Investigadores como Dodson y Dressler observaron casos en los que las abejas parecían estar atacando las flores de *Oncidium*, sugiriendo que estas interacciones podrían llevar a la polinización. Las flores, con sus inflorescencias oscilantes, supuestamente imitan intrusos en el viento, desencadenando el comportamiento defensivo de las abejas. Sin embargo, dado el nivel de precisión milimétrica requerido para transferir los polinarios al estigma, hay escepticismo sobre la fiabilidad del pseudoantagonismo como mecanismo de polinización.

Hipótesis alternativas cuestionan la idea de la polinización basada en la agresión. Muchas orquídeas de la subtribu Oncidiinae, incluyendo *Oncidium*, imitan flores de la familia Malpighiaceae, que son frecuentadas por hembras de abejas recolectoras de aceites. Estas hembras usan los aceites florales para alimentar sus larvas, y sus movimientos resultan naturalmente en la transferencia de los polinarios. Cada vez más se sugiere que son estos comportamientos de recolección, y no el pseudoantagonismo, los responsables de la polinización en Oncidiinae. Observaciones recientes ofrecen ideas intrigantes, aunque inconclusas. Por ejemplo, el análisis de video mostró a abejas machos *Centris* patrullando agresivamente flores de *Cohniella ascendens* pero sin hacer contacto directo con ellas. En contraste, abejas más pequeñas como *Trigona* fueron filmadas recolectando aceites y retirando exitosamente los polinarios. Estas evidencias debilitan la hipótesis del pseudoantagonismo como estrategia de polinización pero resaltan la complejidad de las interacciones entre orquídeas y abejas.

Es cierto que los machos de *Centris* pueden en ocasiones observarse aparentemente atacado las inflorescencias de Oncidiinae, como yo mismo he logrado observar en el caso del *O. stenotis*. Pero, quizás patrullan estas flores porque saben que las hembras las visitan para recolectar los aceites, explicando el comportamiento territorial sin necesidad de agresión hacia las flores. La posibilidad de que los machos de abejas defiendan territorios florales para atraer parejas añade otra capa de interés. Investigaciones futuras podrían finalmente resolver este misterio botánico, ofreciendo claridad sobre si el pseudoantagonismo es un fenómeno ecológico malinterpretado.

*Y Sin Embargo*

**V**an der Pijl y Dodson propusieron el término “pseudoparasitismo” para describir una estrategia de polinización en la que las flores engañan a los insectos que intentan picarlas y parasitarlas. Esta estrategia, menos conocida que la pseudocopulación (engaño sexual) o el pseudoantagonismo (donde se incita un comportamiento territorial), no está verificada. Los mismos autores admitieron su carácter especulativo, señalando que: “parece tan lógica como la pseudocopulación y el pseudoantagonismo”. La hipótesis se originó a partir del estudio sobre la orquídea australiana *Calochilus campestris* y su interacción con la avispa *Campsomeris tasmaniensis*. Las avispas supuestamente intentaban picar las flores, imitando su comportamiento natural de paralizar larvas de escarabajos antes de poner sus huevos. Sin embargo, análisis posteriores aclararon que se trataba de avispas macho, que carecen de aguijón y no pueden picar ni parasitar. Los supuestos movimientos de picadura fueron identificados como intentos de copulación de los machos, probablemente atraídos por feromonas sexuales emitidas por la flor. Durante estos intentos, las avispas retiran los polinarios, confirmando que la orquídea utiliza el engaño sexual en lugar del pseudoparasitismo para lograr la polinización. Esta interpretación errónea destaca los desafíos de estudiar estrategias complejas de polinización. El pseudoparasitismo en orquídeas por ahora queda descartado, y sin embargo interacciones como estas podrían llegar a descubrirse.



**Figura 19.** *Meliorchis caribea*, una abeja obrera fosilizada en ámbar dominicano, porta un polinario de orquídea de la subtribu Goodyerinae, en la subfamilia Orchidoideae, en su espalda.



## 6.5

### *Demasiada Presión*

Las orquídeas son celebradas por su extraordinaria diversidad y complejas estrategias de polinización, lo que las convierte en algunas de las plantas más notables del planeta. Sin embargo, su antigüedad, en términos evolutivos, permaneció incierta hasta hace poco debido a la casi total ausencia de fósiles. Esta escasez de un registro fósil de las Orchidaceae se debe a características intrínsecas de estas plantas: su preferencia por hábitats tropicales donde la descomposición es rápida, el tener tejidos herbáceos propensos a degradarse con facilidad, el crecimiento epífito que evita condiciones favorables para la fosilización, la falta de granos de polen sueltos, y semillas pequeñas y frágiles.

Históricamente, los primeros anuncios de fósiles de orquídeas fueron poco convincentes. *Palaeorchis* y *Protorchis*, descritos por Massalongo en el Eoceno, *Antholithes* de Cockerell en el Oligoceno y las especies de *Orchidacites* descritas por Strauss en el Plioceno no lograron proporcionar evidencia definitiva. Para el año 1977, Schmid y Schmid concluyeron en su revisión del tema que ningún género fósil podía asignarse de manera confiable a la familia Orchidaceae, dejando la evolución de las orquídeas como un desafío sin resolver.

Esto cambió en 2007 con el descubrimiento de *Meliorchis caribea*. Conservado en ámbar dominicano, este fósil incluía un polinario adheri-

do a una abeja, datado entre 15 y 20 millones de años. Los polinarios de orquídeas, con estructuras complejas y únicas, permitieron a los investigadores identificar el fósil como parte de la subtribu Goodyerinae en la subfamilia Orchidoideae. La datación radiométrica de la capa de ámbar situó el origen de la familia Orchidaceae en el Cretácico tardío, hace entre 76 y 84 millones de años.

El descubrimiento de *Meliorchis caribea* impulsó la búsqueda de más fósiles de orquídeas en ámbar. Entre 2016 y 2017, George Poinar describió otros fósiles en ámbar dominicano y mexicano, incluyendo *Globosites apicola*, *Rudiculites dominicana*, *Annulites mexicana* y *Cylindrocites browni*, así como *Succinanthera baltica* en ámbar báltico. Sin embargo, muchas de estas identificaciones siguen siendo controvertidas, y algunos investigadores cuestionan que se traten realmente de orquídeas. Herramientas modernas como la fotografía de alta resolución y el microescaneo han mejorado la documentación de polinarios y ayudado a diferenciar fósiles genuinos de similitudes superficiales, pero esto sólo se puede hacer con una buena base de datos de polinarios de orquídeas con que comparar los fósiles.

A pesar de los desafíos, fósiles de orquídeas como *Meliorchis caribea* y otros, si se confirman, continúan iluminando la historia evolutiva de Orchidaceae. Cada descubrimiento, sin importar cuán incierto, añade una pieza al rompecabezas de cómo estas fascinantes plantas evolucionaron. Aunque gran parte de su historia sigue siendo un misterio, investigaciones en curso pueden eventualmente cerrar las brechas, revelando la antigua historia de las orquídeas con mayor detalle. Los fósiles representan potencialmente una gran fuente de información invaluable para la ciencia. Sin embargo, la minería de ámbar plantea preocupaciones éticas. Con frecuencia, ocurre en zonas de conflicto bajo condiciones laborales precarias, contribuyendo a la violencia y la explotación. Los científicos que trabajan con fósiles en ámbar deben asegurar que sus prácticas sean sostenibles y socialmente responsables.

## 6.6

### *Complicado y Aturdido*

**M**e odio, odio a los tréboles y odio a las abejas. Así terminó alguna vez una carta Charles Darwin, claramente complicado y aturdido. Darwin no odiaba a las abejas, pero encontraba su biología difícil de comprender. Su papel como polinizadores les ha otorgado un estatus venerado, especialmente en las orquídeas, donde se las considera el grupo más importante. Estudios tempranos de van der Pijl y Dodson estimaron que el 57,5 % de las orquídeas son polinizadas por himenópteros, principalmente abejas, superando ampliamente a otros grupos como las moscas (15 %) y las polillas (8 %). Esta narrativa de la dominancia de las abejas persiste hoy, reforzada por la asociación de las abejas con flores más grandes y carismáticas que, además de llamar más la atención, también son más fáciles de estudiar.

Sin embargo, datos recientes desafían esta percepción. Registros de polinización compilados por Ackerman y colegas revelan que las orquídeas polinizadas por moscas han crecido diez veces en casos documentados, representando ahora el 21,9 % de la familia Orchidaceae. Géneros ricos en especies como *Bulbophyllum*, *Lepanthes* y *Stelis*, que incluyen miles de especies de orquídeas, son predominantemente polinizados por moscas. En contraste, la polinización por abejas es más común en géneros con menos especies. Esto sugiere que las moscas desempeñan un papel mucho más grande en la polinización de orquídeas de lo que se reconocía anteriormente.

La subrepresentación de las orquídeas polinizadas por moscas en los estudios se debe en parte a desafíos prácticos. Las flores pequeñas y sus diminutos polinarios son difíciles de observar, especialmente cuando la polinización ocurre de noche. La preferencia por estudiar flores grandes y diurnas favorece los datos sobre polinización por abejas. A pesar de estos sesgos, los investigadores pueden extrapolar patrones basados en los registros existentes. Si hacemos un esfuerzo por intentar rellenar los huecos en los datos sobre polinización en orquídeas podemos obtener proyecciones muy interesantes. Estas indican, por ejemplo, que Diptera (moscas) e Hymenoptera (abejas, avispas y hormigas) son casi iguales en importancia, cada uno polinizando más de ocho mil especies de orquídeas.

Las orquídeas polinizadas por moscas no solo representan los grupos más numerosos, sino que también dominan los descubrimientos de especies nuevas para la ciencia. La subtribu Pleurothallidinae, principalmente polinizada por moscas, representa aproximadamente la mitad de las nuevas especies de orquídeas descritas anualmente. En 2020, se registraron 212 nuevas especies de orquídeas; alrededor de 100 son especies que pertenecen a grupos polinizados prioritariamente por moscas, mientras que 50 especies se asocian a grupos dominados por la polinización por abejas y 35 se asociaron con polillas. Esta tendencia se mantiene, se descubren anualmente más del doble de especies de orquídeas miófilas que de cualquier otro grupo de polinizadores, lo que resalta la creciente importancia de Diptera en la evolución de las orquídeas.

Sin embargo, es importante recordar que estas son únicamente proyecciones y se requieren las observaciones de polinización de estas orquídeas para realmente comprobarlo. A diferencia de Darwin, a mi me frustran más las moscas, y las diminutas flores que estas polinizan. Es de esperarse que a medida que los estudios avanzan, las moscas eventualmente rivalicen o incluso superen a las abejas como el grupo de polinizadores más significativo para las orquídeas. Aunque las abejas siguen siendo icónicas, y ciertamente cruciales, las moscas están demostrando ser indispensables en el éxito evolutivo de la familia Orchidaceae. Es un recordatorio de que la importancia ecológica no siempre se alinea con lo que te esperas.

## 6.7

### *Como Saber*

Las orquídeas son admiradas por sus intrincadas relaciones con polinizadores, frecuentemente descritas como altamente especializadas y específicas de cada especie. Sin embargo, un análisis más detallado revela una realidad más compleja: aunque algunas orquídeas dependen de un único polinizador, muchas interactúan con una variedad de animales dentro de grupos similares. Estas relaciones logran un equilibrio entre evitar la dependencia excesiva de una sola especie y garantizar una transferencia eficiente de polen. ¿Cómo saber si una orquídea es especialista o generalista?

*Pleurothallis helleri* atrae una diversidad de artrópodos —moscas, escarabajos, mariposas e incluso arañas— pero únicamente las diminutas moscas de la familia Ceratopogonidae actúan como polinizadores efectivos. Los mecanismos de sus flores colocan con precisión los polinios en estas moscas mientras excluyen a visitantes ineficaces, esto significa que no podemos asumir que todo animal que interactúa con la flor es un potencial polinizador. Este patrón de “especialización funcional” también se observa en otras orquídeas, como las especies de *Earina* y *Dendrobium* en Nueva Zelanda, que son visitadas por varios insectos, pero principalmente polinizadas por ciertas familias de moscas.

En el otro extremo están las supergeneralistas como *Neottia ovata* y *Cypripedium calceolus*. *Neottia ovata* cuenta con 162 especies de poliniza-

dores registrados, distribuidos en 34 familias y cinco órdenes de artrópodos, incluidos avispas, escarabajos e incluso grillos. Su abundancia se debe a sus flores ricas en néctar, que atraen una amplia gama de insectos. Sin embargo, su alta eficiencia de polinización tiene un costo genético: la mayoría de plantas en una población tiene los mismos padres. Esto reduce la variabilidad genética y resulta en una mala germinación de semillas.

Por su parte, *Cypripedium calceolus* utiliza una estrategia de engaño. Su labio en forma de bolsa atrapa insectos pequeños, obligándolos a salir por orificios laterales, transfiriendo el polen en el proceso. A diferencia de la mayoría de las orquídeas zapatilla, que son polinizadas por moscas, *C. calceolus* depende principalmente de abejas y, en menor medida, de moscas. A pesar de su adaptabilidad, algunas poblaciones enfrentan limitaciones de polinizadores, posiblemente debido a la disponibilidad desigual de polinizadores en el tiempo o el espacio. Esto podría explicar su amplio espectro de polinizadores y el lento crecimiento de sus poblaciones en ciertas regiones. En Gran Bretaña, donde el último ejemplar silvestre de *C. calceolus* está bajo vigilancia constante para prevenir robos, la supervivencia de la orquídea depende en gran medida de su capacidad para atraer polinizadores.

La especialización en orquídeas no siempre es tan estricta como se creía. Aunque alrededor del 56 % de las orquídeas dependen de un único polinizador, la mayoría están asociadas con una sola familia (85 %) o un solo orden (93.4 %) de polinizadores. Incluso entre las “especialistas”, las especies de polinizadores suelen compartir tamaños, formas y comportamientos similares, lo que las hace intercambiables dentro de grupos funcionales. Las supergeneralistas como *N. ovata* y *C. calceolus* demuestran que la generalización puede ser igualmente efectiva, aunque con sus propios desafíos. En última instancia, las orquídeas muestran un espectro de estrategias de polinización, desde la especialización extrema hasta la generalización amplia. Tienen pros y contras, pero revelan la flexibilidad evolutiva de Orchidaceae para responder a diversas presiones ecológicas. Las supergeneralistas nos recuerdan que incluso las orquídeas más adaptables enfrentan vulnerabilidades únicas, ya sea por la endogamia genética o la escasez de polinizadores, subrayando la complejidad de sus estrategias de supervivencia.

*Jugando al Amor*

**A**mo la naturaleza, y especialmente las orquídeas, desde que era un adolescente. Pero tengo una formación mixta agrícola y botánica, y sólo me interesé por la ecología mucho más avanzado en mi carrera. La botánica generalmente implica salir al campo para recolectar muestras o documentar plantas, pero típicamente no incluye permanecer quieto y esperar a ver que algo suceda con ellas. Estudiar interacciones es muy diferente. De alguna manera, las plantas parecen mucho más confiables y predecibles que los animales, por lo que cuando se trata de observar y documentar el comportamiento animal alrededor de las orquídeas (específicamente las flores), uno puede sentir su espíritu quebrantado una y otra vez por sentimientos de decepción y frustración. Admito que, aunque me parece un tema fascinante, la ecología de campo y yo tenemos una relación de amor y odio, de fracasos y glorias, de éxito y desilusión.

El estudio de la polinización de orquídeas es un esfuerzo desafiante pero gratificante que requiere dedicación y perseverancia. El trabajo de campo a menudo implica viajar a lugares remotos, soportar condiciones incómodas y pasar largas horas esperando interacciones que pueden no ocurrir. Por ejemplo, un año hice planes para ir a documentar la polinización de *Coryanthes*, monitoreé las inflorescencias para estar ahí cuando estuviera en flor, conduje ocho horas y pasé dos días observando los botones,

solo para descubrir que sus flores fueron completamente ignoradas por los polinizadores esa vez, sin razón aparente. Tuve que esperar un año entero para intentarlo de nuevo. Para quien ha tratado de documentar polinización en orquídeas, esta historia es completamente normal. Pero otras ramas de las ciencias naturales son claramente mucho más confiables.

La famosa orquídea fantasma, *Dendrophylax lindenii*, una especie enigmática de Florida y Cuba, eludió durante años la documentación de su polinización. A pesar de los esfuerzos de investigadores que soportaron pantanos llenos de mosquitos, serpientes y caimanes, capturar evidencia de su polinización fue un desafío monumental. Estudios recientes utilizando cámaras trampa profesionales, aquellas que toman fotografías y videos de forma automática al activarse con movimiento, finalmente resolvieron el misterio. Estas cámaras revelaron que la orquídea fantasma no es polinizada por la esfinge gigante, como se había supuesto, sino por diferentes especies medianas y grandes de polillas esfinge. Este descubrimiento destaca la importancia de combinar tecnología sofisticada con observaciones tradicionales para desentrañar interacciones ecológicas. Estos avances son raros y a menudo requieren años de perseverancia, como lo demostraron los naturalistas e investigadores que documentaron la polinización de orquídeas frente a grandes obstáculos.

A pesar de su importancia, los estudios de historia natural basados en observaciones de campo enfrentan un apoyo cada vez menor en la academia moderna, donde se prioriza la investigación en laboratorio y los análisis computacionales. Las revistas y las agencias de financiamiento prefieren las “grandes preguntas” sobre estudios observacionales más pequeños. Este cambio desalienta a las nuevas generaciones de ecólogos a involucrarse profundamente con sus sujetos de estudio en el campo. Como resultado, muchos datos ecológicos esenciales —especialmente sobre orquídeas tropicales— permanecen sin publicar o son ignorados. Sin embargo, estas observaciones son fundamentales. Sin ellas no se pueden probar o formular hipótesis más amplias. La ciencia generalmente no se da a través de grandes saltos desde la nada, los avances importantes requieren de pequeños pasos que se acumulan a través del tiempo.



Naturalistas como Darwin, Wallace y Pouyanne construyeron sus teorías revolucionarias sobre la base de una documentación meticulosa de las interacciones planta-animal. Su dedicación ejemplifica la importancia de los descubrimientos aparentemente menores para comprender mejor la ecología y la evolución. Hoy en día, herramientas modernas como cámaras avanzadas, disparadores sensibles al movimiento y potentes softwares de análisis complementan el trabajo de campo tradicional, ofreciendo nuevas oportunidades para estudiar sistemas ecológicos complejos. Sin embargo, estas herramientas no pueden reemplazar el contacto directo con la naturaleza, que constituye el corazón de la investigación ecológica.

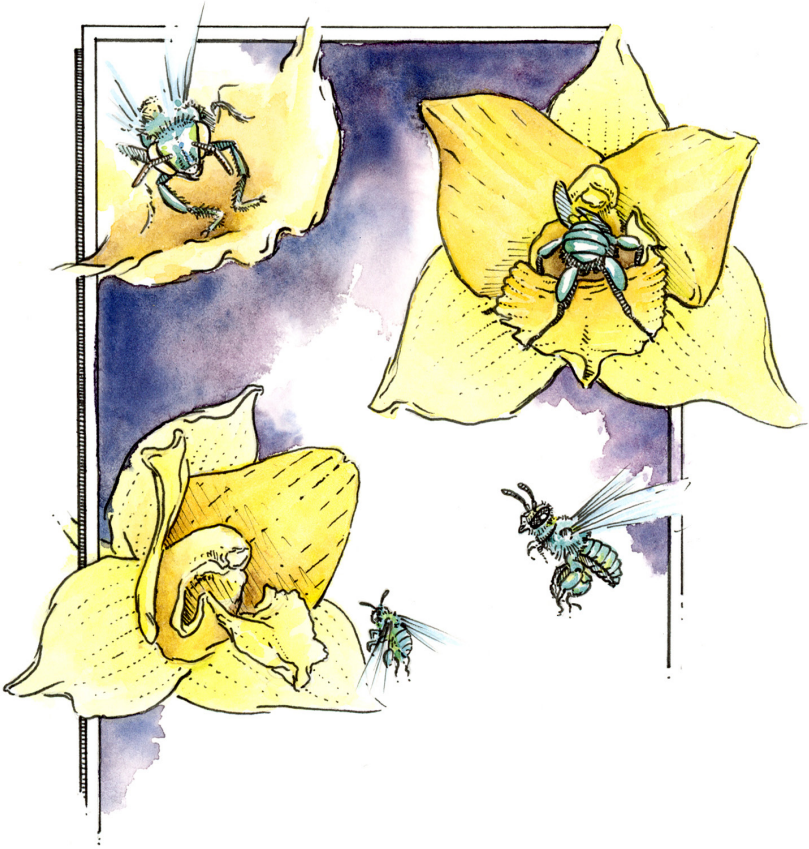
La necesidad de datos ecológicos básicos nunca ha sido más crítica. Como investigadores, estudiantes o científicos ciudadanos, debemos abrazar el trabajo de campo, por difícil o incómodo que sea. Observar, documentar y compartir interacciones entre especies —ya sea a través de publicaciones científicas, redes sociales o plataformas de ciencia ciudadana— suma al conocimiento colectivo necesario para abordar preguntas ecológicas urgentes. Cada interacción registrada, por pequeña que sea, tiene el potencial de informar perspectivas más amplias e inspirar nuevas líneas de investigación. El estudio de la polinización de orquídeas nos recuerda el valor de la perseverancia y la curiosidad en la ciencia. El trabajo de campo puede ser agotador y, a menudo, ingrato, pero es esencial para desentrañar las complejidades de nuestro mundo natural. Al involucrarnos directamente con la naturaleza, contribuimos a una comprensión más profunda de la biodiversidad y fortalecemos la base sobre la cual se construirán futuros descubrimientos ecológicos. La vida es corta, y las preguntas son vastas: aprovechemos cada oportunidad para buscar las respuestas.

# *Capítulo 7*

## *Un Cambio*

Las orquídeas son consideradas unas de las plantas con la tasa de especiación y extinción más alta, y las especies más raras del mundo. Enfrentan niveles de amenaza sin precedentes debido al cambio climático, la destrucción y fragmentación de hábitats, y la sobre-recolección. Los esfuerzos de conservación no están logrando evitar las extinciones. No es de sorprenderse que las orquídeas ocupan un lugar destacado en las listas de especies vegetales amenazadas. Es probable que el número de especies en peligro continúe creciendo, dado que el estado de la flora en los puntos críticos de biodiversidad sigue siendo poco conocido. La biología inusual, la distribución dispersa y la rareza de estas plantas presentan desafíos únicos para su conservación, especialmente considerando las preferencias ecológicas especializadas y las interacciones complejas dentro de esta familia de plantas.

Existe un delicado equilibrio entre los organismos asociados en relaciones mutualistas. Dada la naturaleza altamente específica de estas relaciones, biólogos y ecólogos han manifestado preocupación por los posibles efectos disruptivos que la alteración de hábitats y el cambio climático podrían tener en estas dinámicas. Durante mucho tiempo se ha sospechado que la transformación continua de nuestro planeta podría alterar el equilibrio entre organismos asociados y provocar la desconexión de importantes interacciones entre especies. Lamentablemente, ya no necesitamos teorizar ni especular al respecto. El cambio está aquí, y se está dando ante nuestros propios ojos.



**Figura 20.** *Lycaste bradeorum* es una de las orquídeas nativas del bosque estacionalmente seco del Área de Conservación Guanacaste (ACG) en Costa Rica, donde depende de abejas Euglossini para su polinización.

## 7.1

### *Árbol sin Hojas*



El cambio climático está alterando el delicado equilibrio entre las orquídeas y sus polinizadores, con consecuencias graves para muchas especies. Las orquídeas son plantas altamente especializadas que dependen de polinizadores específicos, dispersores de semillas y hábitats particulares para sobrevivir. Incluso pequeñas alteraciones, como cambios en la floración o la actividad de los insectos debido al aumento de temperaturas, pueden desestabilizar estas interacciones. Pero, ¿Qué sabemos realmente sobre el estado de las poblaciones de insectos? En el Área de Conservación Guanacaste (ACG) en Costa Rica, la abundancia y diversidad de insectos han disminuido drásticamente en los últimos 50 años, a pesar de que esta área de conservación es un caso de recuperación forestal exitosa. Cada vez crece más el área protegida y hay más bosque en ella, ¿Qué explica la disminución en las poblaciones de insectos? Esta tendencia alarmante se atribuye en parte a los cambios climáticos erráticos, como patrones alterados de lluvias y temperaturas crecientes, que interrumpen las interacciones ecológicas.

La sensibilidad de las orquídeas al cambio climático se evidencia en estudios alrededor del mundo. En Grecia, los modelos computacionales muestran que el rango de distribución de *Ophrys argolica* y *O. delphinensis* podría no verse tan afectados con el incremento en las temperaturas. Sin embargo, el panorama cambia por completo cuando se incorporan datos

de los polinizadores. Al considerar el polinizador, *O. argolica* pierde la mayor parte del rango, mientras que *O. delphinensis* enfrenta la extinción debido a la desaparición de las abejas *Anthophora plagiata*. En Australia, se ha logrado constatar que las sequías y las olas de calor reducen las tasas de polinización, mientras que en el Bosque Atlántico de Brasil, las abejas euglosinas —polinizadores cruciales para muchas especies de orquídeas— enfrentan declives significativos en abundancia y diversidad. De manera similar, en el suroeste de China, las orquídeas con polinizadores únicos son altamente vulnerables a la asincronía causada por el cambio climático.

Aunque algunas orquídeas podrían experimentar un aumento en los hábitats adecuados, estas ganancias no siempre se traducen en crecimiento poblacional o éxito reproductivo. Barreras como la fragmentación de hábitats, la pérdida de polinizadores y actividades humanas como la deforestación y la agricultura limitan la capacidad de las orquídeas para ocupar nuevos hábitats. Por ejemplo, los estudios sobre *Gymnadenia nigra* predicen una reducción del hábitat y la disponibilidad de polinizadores, lo que podría llevar al aislamiento genético de las poblaciones, a pesar de la aparente expansión de nichos adecuados. Comprender estos impactos requiere datos ecológicos detallados sobre las orquídeas y sus interacciones. Las herramientas de modelado pueden predecir cambios potenciales en los hábitats bajo escenarios climáticos futuros, pero sin incluir las relaciones entre orquídeas y polinizadores, estos modelos pueden pasar por alto vulnerabilidades críticas. La discrepancia entre el aumento de hábitats adecuados y la disminución de poblaciones de insectos en el bosque estacionalmente seco de Guanacaste ejemplifica las limitaciones de los enfoques actuales.

Para mitigar estas amenazas, debemos intensificar los esfuerzos para documentar e investigar integralmente a las orquídeas, sus polinizadores y otros socios ecológicos. Las iniciativas de conservación deben considerar todo el espectro de interacciones para desarrollar estrategias efectivas. Proteger a las orquídeas y sus ecosistemas no solo es esencial para la biodiversidad, sino también para preservar las complejas relaciones ecológicas que sostienen la vida en la Tierra. El tiempo apremia, tanto para actuar como para explorar más profundamente el mundo natural.

## 7.2

### *Ya no me Acuerdo*

**L**as orquídeas enfrentan múltiples desafíos de conservación además del cambio climático, como la pérdida, fragmentación y deterioro de hábitats, y la disminución de polinizadores. Estas amenazas están estrechamente vinculadas a actividades humanas como la deforestación, la agricultura y el uso de pesticidas, que interrumpen las delicadas interacciones ecológicas de las que dependen las orquídeas para sobrevivir. Aproximadamente el 80% de las especies de orquídeas dependen de la polinización animal, y la mitad de ellas confían en una sola especie de polinizador, lo que las hace altamente susceptibles a limitaciones de polinización. Esta vulnerabilidad se evidencia en estudios donde la polinización manual suplementaria aumenta significativamente la producción de frutos en la mayoría de las especies de orquídeas.

Alrededor del 87 % de todas las plantas con flores, incluyendo el 75 % de los cultivos más productivos, dependen hasta cierto punto de la polinización animal. Mientras tanto, las poblaciones de polinizadores están disminuyendo a nivel global debido a la alteración de hábitats, cambios en el uso de la tierra y el uso de agroquímicos. Las colonias de abejas melíferas han sufrido pérdidas significativas en Europa y los EE. UU., mientras que los abejorros han experimentado extinciones regionales en el Reino Unido y Bélgica. Los polinizadores silvestres, incluidas las abejas euglosinas en

el Amazonas y las moscas polinizadoras saprófitas en La Reunión, también muestran una menor abundancia en hábitats alterados. Sin embargo, los fragmentos de bosque y las áreas protegidas en tierras agrícolas demuestran ser corredores de biodiversidad efectivos, preservando la diversidad de polinizadores y apoyando las poblaciones de orquídeas.

Las estrategias de polinización influyen en la distribución y supervivencia de las orquídeas. Las especies que producen néctar son más comunes en hábitats boscosos, mientras que las orquídeas sin néctar prosperan en áreas soleadas con mayor actividad y diversidad de polinizadores. Sin embargo, las orquídeas sin néctar son más propensas a extinciones locales, probablemente debido a su dependencia de menos polinizadores. Las especies invasoras agravan estos desafíos. Por ejemplo, la orquídea *Platanthera ciliaris* depende de la mariposa *Papilio palamedes* para la polinización. Una enfermedad fúngica introducida por un escarabajo exótico está diezmando los árboles hospedadores de las larvas de esta mariposa, lo que lleva a una disminución tanto de las mariposas como de las orquídeas.

La sexta extinción masiva en curso representa una amenaza grave para las orquídeas, especialmente para aquellas confinadas a puntos críticos de biodiversidad con distribuciones naturales restringidas. El declive de organismos asociados, como los polinizadores, agrava esta crisis. Los esfuerzos de conservación han mostrado un éxito limitado, con solo el 2,8 % de las reintroducciones de orquídeas amenazadas logrando poblaciones autosostenibles. Esto se debe en parte a la falta de atención a las necesidades de los polinizadores, incluidos sus alimentos, sitios de anidación y hospedadores larvales. Para garantizar la supervivencia de las orquídeas, las estrategias de conservación deben adoptar un enfoque integral que considere las relaciones entre orquídeas y polinizadores. Proteger los hábitats de los polinizadores, crear corredores de biodiversidad y abordar las especies invasoras son pasos críticos. La dependencia de las orquídeas de sus socios ecológicos resalta la urgencia de integrar medidas enfocadas en los polinizadores dentro de la planificación de la conservación, para evitar más pérdidas en esta vulnerable familia de plantas. De otro modo, pronto ya no recordaremos lo que era la polinización natural de estas extraordinarias plantas.



### 7.3

## *La Despedida*

**L**a catastrófica erupción de Krakatoa en 1883 causó un estallido que literalmente fracturó la isla y aniquiló toda la vida en ella, entre ellas todas las plantas, incluyendo, desde luego, las orquídeas. Sin embargo, en solo tres años, las plantas superiores comenzaron a recolonizar el paisaje estéril, y las orquídeas estuvieron entre las primeras plantas vasculares en regresar. Con el tiempo, a medida que la vegetación se hizo más compleja, el número de especies de orquídeas aumentó constantemente, alcanzando 64 especies diferente registradas para la isla en 1996. Esta notable recuperación demuestra que las orquídeas, a pesar de sus estrategias de polinización intrincadas y apariencia delicada, son sorprendentemente resilientes.

Las orquídeas han mostrado una resiliencia similar en otros desastres naturales. Después de que el huracán Hugo devastara Puerto Rico en 1989, la orquídea epífita *Epidendrum ciliare* mantuvo su tiempo de floración sin alteraciones y conservó su éxito reproductivo. La actividad de sus polinizadores incluso aumentó tras la tormenta. Si bien estos resultados son alentadores, tales desenlaces no siempre ocurren, y se necesita más investigación para comprender cómo los eventos climáticos extremos afectan la polinización y la supervivencia de las orquídeas a largo plazo.

Las perturbaciones antropogénicas presentan otro desafío, aunque algunos datos regionales ofrecen esperanza. En la década de 1940, el

95 % de Puerto Rico estaba deforestado, lo que diezmo sus poblaciones de orquídeas. Sin embargo, los campos agrícolas abandonados se transformaron en bosques secundarios, lo que permitió la recuperación de las orquídeas. Costa Rica también ha experimentado una significativa reforestación desde la década de 1970, gracias a fuertes políticas ambientales. El Monumento Nacional Guayabo en Turrialba, una antigua finca, se ha convertido en un bosque maduro en solo 40 años, albergando más de 140 especies de orquídeas, incluidas dos especies endémicas.

Los esfuerzos de conservación ex situ también refuerzan la supervivencia de las orquídeas. En el Jardín Botánico Lankester en Costa Rica, orquídeas rescatadas de áreas deforestadas prosperan como parte de programas de investigación y educación. Estas plantas se han convertido en embajadoras de la biodiversidad, con ejemplares exhibidos en prestigiosos jardines botánicos de todo el mundo. Estas colaboraciones resaltan la importancia de combinar la conservación, la educación y la investigación para preservar las orquídeas y sus ecosistemas.

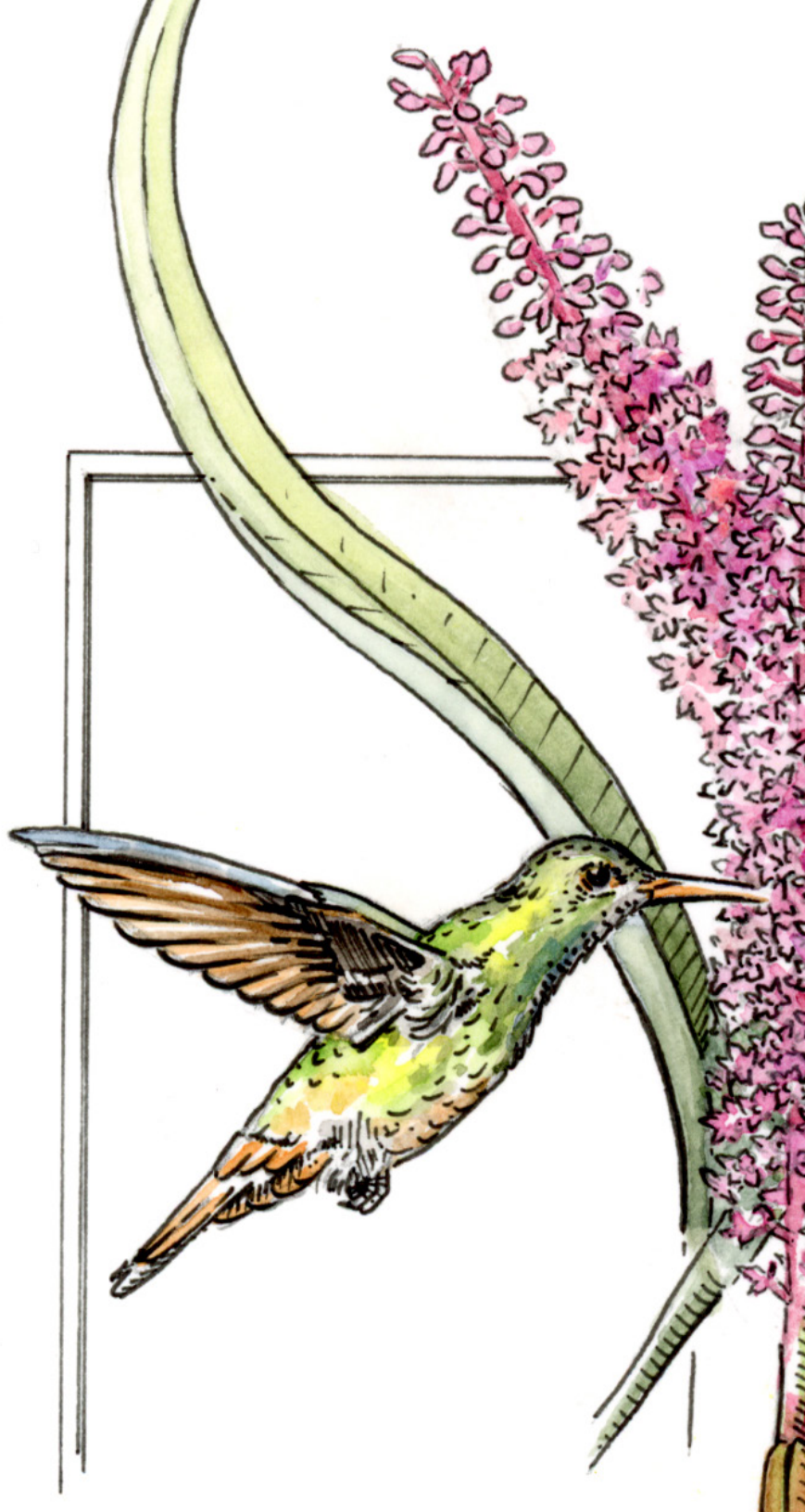
La capacidad de las orquídeas para persistir a pesar de las poblaciones reducidas es un faro de esperanza conservacionista. Estudios en Sudáfrica muestran que incluso las pequeñas poblaciones de orquídeas pueden mantener el éxito de polinización y producir semillas capaces de generar miles de nuevas plantas bajo condiciones óptimas. Este ejemplo se refleja en *Arundina graminifolia*, una orquídea exótica encontrada floreciendo y fructificando bajo las duras condiciones de un patio urbano en el Hospital San Juan de Dios en San José, Costa Rica. Tales ejemplos destacan la determinación de las orquídeas para sobrevivir y prosperar incluso en entornos inhóspitos.

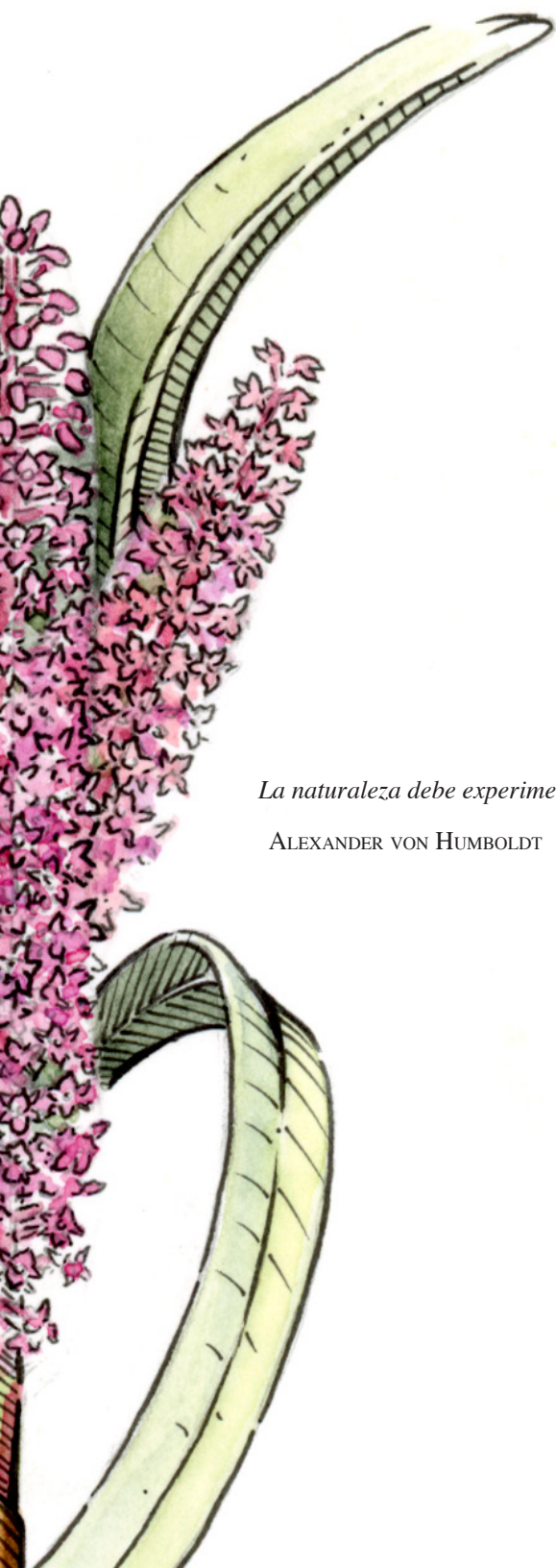
La polinización juega un papel vital en la resiliencia de los ecosistemas, ya que los polinizadores mantienen y promueven la biodiversidad dentro de las comunidades vegetales. Las orquídeas, como parte de estos sistemas interconectados, se benefician de comunidades de polinizadores diversos y las apoyan a su vez. Refugios de vida silvestre y pequeños fragmentos de hábitat sirven como reservorios cruciales para plantas y animales, facilitando la recuperación ecológica tras perturbaciones. Sin embargo, esta recuperación depende de la existencia continua de estos refugios.

Mientras reflexiono sobre la belleza de *Guarianthe skinneri*, la flor nacional de Costa Rica conocida localmente como guaria morada, en plena floración en el Jardín Botánico Lankester, queda claro que las orquídeas transmiten un mensaje poderoso: con gran biodiversidad viene una gran responsabilidad. Su resiliencia ofrece esperanza, pero también subraya la urgencia de los esfuerzos de conservación. La naturaleza puede recuperarse, pero solo si actuamos ahora para preservar estos extraordinarios frutos de la evolución y sus intrincados socios ecológicos.

*Ya no me engaño. Ya estoy en paz...*







*La naturaleza debe experimentarse a través del sentimiento...*

ALEXANDER VON HUMBOLDT

*¿Sienten los libros? Me pregunto con frecuencia.  
Aquí tengo un ejemplo:  
Curiosamente uno de los libros  
-no el más pequeño-  
se desliza siempre detrás del estante.  
Por más que lo coloco en su lugar  
amanece sumergido en la profundidad  
de su pánico escénico.*

JOSÉ MIGUEL RODRÍGUEZ ZAMORA

## *Mi Historia Entre tus Dedos*

**E**stoy profundamente agradecido con el talentoso artista Joan Manuel Ramírez por su creatividad en la creación y ejecución de las ilustraciones utilizadas para representar las historias de este libro. Así mismo, agradezco a Nohely Sandí quien colaboró con el diseño de las portadas y contraportadas, y Gustavo Rojas-Alvarado quien creó el símbolo indicador del fin del texto. Debo dar las gracias además a todos los funcionarios, estudiantes y voluntarios del Centro de Investigación Jardín Botánico Lankester, de la Universidad de Costa Rica, que de diversas maneras han colaborado con y estimulado la creación de la presente obra literaria.

Estoy en deuda con todos los colegas que colaboraron con información, datos, literatura, ilustraciones, fotografías y videos para la creación de *Demystifying Orchid Pollination* y *Las Orquídeas y sus Polinizadores*. Muchas personas han colaborado de distintas formas e inspirado la creación de estas obras, que van mucho más allá que solo historias de polinización. Con todas estas personas estoy sumamente agradecido aunque sus nombres no cite explícitamente aquí. Fuentes importantes para la creación del libro original han sido los motores de búsqueda de Google Scholar, el amplio acceso a la literatura otorgado a través de Bibliorchidea, Sci-hub y ResearchGate, y las bibliotecas del Centro de Investigación Jardín Botánico Lankester de la Universidad de Costa Rica.

Agradezco a los artistas que me han acompañado a contar esta historia y cuyas obras me han prestado los títulos de los capítulos de este libro. Estos son: Los de Adentro (Prefacio), Alux Nahual (1.1), Bersuit Vergarabat (1.2), Dread Mar I (1.3), Los Prisioneros (2.1), Mentados\* (2.2), Evolución\* (2.3; 3.11), Los Pericos (2.4; 6.6), Natalia Lafourcade (2.5), Andrés Calamaro (2.6), El Parque\* (2.7), Los Fabulosos Cadillacs (2.8; 6.5), Franco de Vita (2.9), Tango India\* (2.10), Joaquín Sabina (3.1; 6.4), Lucio Battisti (3.2), Los Auténticos Decadentes (3.3), Caifanes (3.4), Zoé (3.5), La Ley (3.6), Enrique Bunbury (3.7), Los Rodríguez (3.8), Los Garbanzos\* (3.9; 6.2), Elefante (3.10), Caramelos de Cianuro (3.12), José Capmany\* (4.1), El Guato\* (4.2), Inconsciente colectivo\* (4.3), Juan Luis Guerra (4.4), Gandhi\* (4.5; 4.7), Gondwana (4.6), Julieta Venegas (5.1), Enanitos Verdes (5.2), Héroes del Silencio (5.3), Panteón Rococó (5.4), Jarabe de Palo (5.5), Maná (5.6), Soda Stereo (5.7), Kadeho\* (6.1), SEKA\* (6.3), Percance\* (6.7), Ángeles del Infierno (6.8), Omar Geles (7.1), Estopa (7.2), Manu Chao (7.3), y Gianluca Grignani (Agradecimientos). La gran mayoría han sido importantes influencias musicales y culturales de origen Latinoamericano. He procurado destacar el talento costarricense (\*marcados con asterisco), frecuentemente menos conocido en la región.

Finalmente, agradezco a todas las personas a lo largo de América Latina que se han puesto en contacto conmigo y me han expresado de primera mano el deseo que tener un libro sobre la polinización de orquídeas en su idioma. A pesar que el Español es mi lengua materna, en términos generales no acostumbro a utilizarlo para escribir ciencia, y es la primera vez que produzco un libro en este idioma. He asumido este reto, apoyado en herramientas de inteligencia artificial, en agradecimiento por el interés que me han mostrado los aficionados, estudiantes y colegas ecólogos y botánicos, esperando que hacer más accesible esta información haga que la ciencia de la polinización de orquídeas sea más democrática y justa. Eso mismo me motivó a producir este libro en formato PDF y distribuirlo de forma gratuita. Aprecio mucho el hecho que la editorial del *Royal Botanic Gardens, Kew*, y en especial la editora Lydia White, me autorizaran contractualmente a ofrecer esta versión del libro *Demystifying Orchid Pollination* bajo esas condiciones.



## *Referencias Seleccionadas*

- Ackerman, J.D. (1986). Mechanisms and evolution of food-deceptive pollination systems in orchids. *Lindleyana* 1(2): 108–113.
- Ackerman, J.D. (2007). Invasive orchids: weeds we hate to love? *Lankesteriana* 7(1–2): 19–21.
- Ackerman, J.D. (2014). Rapid transformation of orchids floras. *Lankesteriana* 13(3): 157–164.
- Ackerman, J.D. & Moya, S. (1996). Hurricane aftermath: resiliency of an orchid-pollinator interaction in Puerto Rico. *Caribb. J. Sci.* 32(4): 369–374.
- Ackerman, J.D. et al. (2023). Beyond the various contrivances by which orchids are pollinated: global patterns in orchid pollination biology. *Botanical J. Linnean Society* 202(3): 295–324.
- Allen, P.H. (1950). Pollination in *Coryanthes speciosa*. *Amer. Orch. Soc. Bull.* 19: 528–536.
- Ames, O. (1937). Pollination of orchids through pseudocopulation. *Bot. Mus. Leaf.* 5(1): 1–30.
- Antonelli, A. et al. (2009). Pollination of the Lady’s slipper orchid (*Cypripedium calceolus*) in Scandinavia — taxonomic and conservational aspects. *Nord. J. Bot.* 27: 266–273.
- Arditti, J. et al. (2012). ‘Good Heavens what insect can suck it’ – Charles Darwin, *Angraecum sesquipedale* and *Xanthopan morgani praedicta*. *Bot. J. Linn. Soc.* 169: 403–432.
- Argue, G.L. (2012a). *The Pollination Biology of North American Orchids, Vol. 1.* Springer, New York.
- Argue, G.L. (2012b). *The Pollination Biology of North American Orchids, Vol. 2.* Springer, New York.
- Atwood, J.T. (1985). Pollination of *Paphiopedilum rothschildianum*: brood-site deception. *Nat. Geog. Res.* 1: 247–254.
- Ayasse, M. et al. (2000). Evolution of reproductive strategies in the sexually decep-

- tive orchid *Ophrys sphegodes*: how does flower-specific variation of odor signals influence reproductive success? *Evolution* 54(6): 1995–2006.
- Bänziger, H. (1996). The mesmerizing wart: the pollination strategy of epiphytic lady-slipper orchid *Paphiopedilum villosum* (Lindl.) Stein (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 121: 59–90.
- Bateman, R.M. (1985). *Peloria* and *pseudopeloria* in British orchids. *Watsonia* 15: 357–359.
- Bates, R. (1979). Pollination of orchids. (10). *Leporella fimbriata* and its ant pollinators. *J. Native Orchid Soc. S. Australia* 3(11): 9–10.
- Baumann, B. & Baumann, H. (2010). Pollination of *Chamorchis alpina* (L.) Rich. in the alps by worker ants of *Formica lemni* Bondroit: first record of ant pollination in Europe. *J. Eur. Orch.* 42: 3–20.
- Beatie, A.J. et al. (1984). Ant inhibition of pollen function: a possible reason why ant pollination is rare. *Amer. J. Bot.* 71(3): 421–426.
- Bernhardt, P. & Burns-Balogh, P. (1986). Floral mimicry in *Thelymitra nuda* (Orchidaceae). *Pl. Syst. Evol.* 151: 187–202.
- Bierzzychudek, P. (1981). *Asclepias*, *Lantana*, and *Epidendrum*: a floral mimicry complex? *Biotropica* (Suppl.) 13: 54–58.
- Blanco, M.A. & Barboza, G. (2005). Pseudocopulatory pollination in *Lepanthes* (Orchidaceae: Pleurothallidinae) by fungus gnats. *Ann. Bot.* 95: 763–772.
- Boberg, E. et al. (2014). Pollinator shifts and the evolution of spur length in the moth-pollinated orchid *Platanthera bifolia*. *Ann. Bot.* 113: 267–275.
- Bogarín, D. et al. (2018). Pollination of *Trichosalpinx* (Orchidaceae: Pleurothallidinae) by biting midges (Diptera: Ceratopogonidae). *Bot. J. Linn. Soc.* 186: 510–543.
- Borba, E.L. & Semir, J. (1998). Wind-assisted fly pollination in three *Bulbophyllum* (Orchidaceae) species occurring in the Brazilian campos rupestres. *Lindleyana* 13: 203–218.
- Boyden, T.C. (1980). Floral mimicry by *Epidendrum ibaguense* (Orchidaceae) in Panama. *Evol.* 34: 135–136.
- Bower, C.C. & Branwhite, P. (1993). Observations on the pollination of *Calochilus campestris* R.Br. *The Orchadian* 11: 68–71.
- Boyden, T.C. (1982). The pollination biology of *Calypso bulbosa* var. *americana* (Orchidaceae): initial deception of bumblebee visitors. *Oecologia* 55: 178–184.
- Brundrett, M.C. (2019). A comprehensive study of orchid seed production relative to pollination traits, plant density and climate in an urban reserve in Western Australia. *Diversity* 11: 123.
- Brzosko, E. & Wróblewska, A. (2012). How genetically variable are *Neottia ovata* (Orchidaceae) populations in northeast Poland? *Bot. J. Linn. Soc.* 170: 40–49.
- Cardoso-Gustavson et al. (2018). Unidirectional transitions in nectar gain and loss suggest food deception is a stable evolutionary strategy in *Epidendrum* (Orchidaceae): insights from anatomical and molecular evidence. *BMC Plant Biol.* 18: 179.
- Castro, J.B & Singer, R.B. (2019). A literature review of the pollination strategies and breeding systems in *Oncidiinae* orchids. *Acta Bot. Brasilica* 33: 618–643.
- Catling, P.M. (1980). Rain-assisted autogamy in *Liparis loeselii*. *Bull. Torrey Bot.*

- Club 107: 525–529.
- Catling, P.M. (1990). Auto-pollination in the Orchidaceae. In: *Orchid Biology: Reviews and Perspectives*, Vol V, Arditti, J. (ed). Timber Press, Portland, pp. 121–158.
- Cheeseman, T.F. (1872). On the fertilisation of the New Zealand species of *Pterostylis*. *Trans. & Proc. New Zealand Inst.* 5: 352–357.
- Claessens, J. & Kleynen, J. (2002). Investigations on the autogamy in *Ophrys apifera* Hudson. *Jahr. naturwiss. Ver. Wuppertal* 55: 62–77.
- Claessens, J. & Kleynen, J. (2011). *The Flower of the European Orchid: Form and Function*. Schrijen-Lippertz, Voerendaal.
- Claessens, J. & Kleynen, J. (2016). Many ways to get happy: pollination modes of European *Epipactis* species. *Orchid Digest* 80(3): 144–152.
- Claessens, J. & Seifert, B. (2017). Significant ant pollination in two orchid species in the Alps as adaptation to the climate of the alpine zone? *Tuexenia* 37: 363–374.
- Clements, M.A. & Cribb, P.J. (1985). The underground orchids of Australia. *The Orchadian* 8(4): 86–90.
- Clements, M.A. & Jones, D.L. (2020). Notes on Australasian orchids 6: a new species of *Rhizanthella* (Diurideae, subtribe Prasophyllinae) from eastern Australia. *Lankesteriana* 20(2): 221–227.
- Coleman, E. (1927). Pollination of the orchid *Cryptostylis leptochila*. *Vic. Nat.* 44: 20–22.
- Correvon, H. & Pouyanne, M. (1916). Un curieux cas de mimétisme chez les ophrydées. *J. Soc. Nat. Hort. Fr.* 4(17): 29–31; 41–47.
- Dafni, A. et al. (1981). Pollination of *Serapias vomeracea* Briq. (Orchidaceae) by imitation of holes for sleeping solitary male bees (Hymenoptera). *Acta Bot. Neerl.* 30: 69–73.
- Danaher, M.W. et al. (2019). Pollinia removal and suspected pollination of the endangered ghost orchid, *Dendrophylax lindenii* (Orchidaceae) by various hawk moths (Lepidoptera: Sphingidae): another mystery dispelled. *Fla. Entomol.* 102: 1–13.
- Darwin, C. (1862). *On the Various Contrivances by which British and Foreign Orchids are Fertilised by Insects, and on the Good Effects of Intercrossing*. John Murray, London.
- Darwin, C. (1877). *The Various Contrivances by which Orchids are Fertilised by Insects*. 2nd edition. John Murray, London.
- Davies, K.L. et al. (2002). Pseudopollen and food-hair diversity in *Polystachya* Hook. (Orchidaceae). *Ann. Bot.* 90: 477–484.
- Davies, K.L. et al. (2013). Dual deceit in pseudopollen-producing *Maxillaria* s.s. (Orchidaceae: Maxillariinae). *Bot. J. Linn. Soc.* 173: 744–763.
- Dentinger, B.T.M. & Roy, B.A. (2010). A mushroom by any other name would smell as sweet: *Dracula* orchids. *McIlvainea* 19: 1–13.
- Dixon, K.W. et al. (1990). The Western Australian subterranean orchid *Rhizanthella gardneri* Rogers. In: Arditti, J. (ed) *Orchid Biology: Reviews and Perspectives* Vol. 5. Timber Press, Portland.
- Dodson, C.H. (1965). *Studies in orchid pollination — the genus Coryanthes*. Amer.

- Orch. Soc. Bull. 34: 680–687.
- Dodson, C.H. (1966). Studies in orchid pollination: *Cypripedium*, *Phragmipedium* and allied genera. *Am. Orch. Soc. Bull.* 35: 125–128.
- Dodson, C.H. & Frymire, G.P. (1961). Natural pollination of orchids. *Missouri Bot. Gard. Bull.* 49: 133–139.
- Dressler, R.L. (1968). Pollination by euglossine bees. *Evolution* 22: 202–210.
- Dressler, R.L. (1971). Dark pollinia in hummingbird-pollinated orchids or do hummingbirds suffer from strabismus? *Am. Nat.* 105(941): 80–83.
- Dressler, R.L. (1993). *Phylogeny and Classification of the Orchid Family*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Edens-Meier, R & Bernhardt, P. (2014). *Darwin's Orchids: Then and Now*. University of Chicago Press, Chicago.
- Edens-Meier, R. et al. (2014). Floral fraudulence: do blue *Thelymitra* species (Orchidaceae) mimic *Orthrosanthus laxus* (Iridaceae)? *Telopea* 17: 15–28.
- Endara, L. et al. (2010). Lord of the flies: pollination of *Dracula* orchids. *Lankesteriana* 10: 1–11.
- Endersby, J. (2016). Deceived by orchids: sex, science, fiction and Darwin. *BJHS* 49: 205–229.
- Fan, X.-L. et al. (2012). Rain pollination provides reproductive assurance in a deceptive orchid. *Ann. Bot.* 110: 953–958.
- Fay, M.F. (2018). Orchid conservation: how can we meet the challenges in the twenty-first century? *Bot. Stud.* 59: 16.
- Gaskett, A.C. (2011). Orchid pollination by sexual deception: pollinator perspectives. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 86: 33–75.
- Gaskett, A.C. et al. (2008). Orchid sexual deceit provokes ejaculation. *Am. Nat.* 171(6): E206–E212.
- Gentry, A. (1978). Anti-pollinators for mass-flowering plants? *Biotropica* 10(1): 68–69.
- Gerlach, G. (2011). The genus *Coryanthes*: a paradigm in ecology. *Lankesteriana* 11: 253–264.
- Gigord, L.D.B. et al. (2001). Negative frequency-dependent selection maintains a dramatic flower color polymorphism in the rewardless orchid *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soð. *PNAS* 98(11): 6253–6255.
- Gil-Amaya, K. et al. (2024). Pollination ecology of *Dracula erythrochaete* (Orchidaceae): Brood-site imitation or food deception? *Botanical J. Linnean Society* 20: boae054.
- Godfrey, M.J. (1920). The fertilisation of *Serapias cordigera* and *S. longipetala*. *Gard. Chron.* 1920: 70.
- Goh, C.J. et al. (1982). Flower induction and physiology in orchids. In Arditti, J. (ed.) *Orchid Biology: Reviews and Perspectives*, Vol. 2. Cornell University Press, Ithaca, New York, pp. 213–241.
- Goh, C.J. et al. (1985). Ethylene evolution and sensitivity in cut orchid flowers. *Scientia Hort.* 26(1): 57–67.
- Gregg, K.B. (1982). Sunlight-enhanced ethylene evolution by developing inflores-

- cences of *Catasetum* and *Cycnoches* and its relation to female flower production. *Bot. Gaz.* 143: 466–475.
- Hetherington-Rauth M. & Ramírez, S.R. (2015). Evolutionary trends and specialization in the euglossine bee-pollinated orchid genus *Gongora*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 100: 271–299.
- Hetherington-Rauth, M.C. & Ramírez, S.R. (2016). Evolution and diversity of floral scent chemistry in the euglossine bee-pollinated orchid genus *Gongora*. *Ann. Bot.* 118: 135–148.
- Houlihan, P.R. et al. (2019). Pollination ecology of the ghost orchid (*Dendrophylax lindenii*): a first description with new hypotheses for Darwin’s orchids. *Sci. Rep.* 9: 12850.
- Jacquemyn, H. et al. (2013). Microbial diversity in the floral nectar of seven *Epipactis* (Orchidaceae) species. *MicrobiologyOpen* 4: 644–658.
- Jakubská, A. et al. (2005). Why do pollinators become “sluggish”? Nectar chemical constituents from *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae). *Appl. Ecol. Environ. Res.* 3(2): 29–38.
- Jakubská, A. et al. (2005). Pollination ecology of *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae, Neottieae) in the south-western Poland. *Acta Bot. Sil.* 2: 131–144.
- Janse, J.M. (1886). Imitirte pollenkörner bei *Maxillaria* sp. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 4: 277–283.
- Janzen, D.H. & Hallwachs, W. (2020). To us insectometers, it is clear that insect decline in our Costa Rican tropics is real, so let’s be kind to the survivors. *PNAS* 118: e2002546117.
- Jersáková, J. et al. (2006). Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 81: 219–235.
- Johnson, S.D. (2005). Specialized pollination by spider-hunting wasps in the African orchid *Disa sankeyi*. *Pl. Syst. Evol.* 251: 153–160.
- Johnson, S.D. (2007). Specialization for pollination by beetles and wasps: the role of lollipop hairs and fragrance in *Satyrium microrrhynchum* (Orchidaceae). *Am. J. Bot.* 94: 47–55.
- Johnson, S.D. & Schiestl, F.P. (2016). *Floral Mimicry*. Oxford University Press, Oxford.
- Karremans, A.P. (2023). *Demystifying Orchid Pollination: stories of sex, lies and obsession*. Kew Publishing, Richmond, UK. 440 pp.
- Karremans, A.P. et al. (2015). Pollination of *Specklinia* by nectar-feeding *Drosophila*: the first reported case of a deceptive syndrome employing aggregation pheromones in Orchidaceae. *Ann. Bot.* 116(3): 437–455.
- Karremans et al. (2022). First evidence for multimodal animal seed dispersal in orchids, *Current Biology*, <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.11.041>
- Karremans, A.P. & Díaz-Morales, M. (2019). The Pleurothallidinae: extremely high speciation driven by pollinator adaptation. In *Proceedings of the 22nd World Orchid Conference*, Guayaquil, Ecuador, 2017, Pridgeon, A.M. & Arosema, A. (eds), *Asociación Ecuatoriana de Orquideología*, Guayaquil, pp. 363–388.
- Kocyan, A. & Endres, P.K. (2001). Floral structure and development in *Apostasia*

- and *Neuwiedia* (Orchidaceae) and their relationships to other Orchidaceae. *Int. J. Plant Sci.* 162(4): 847–867.
- Kolanowska, M. et al. (2017). Global warming not so harmful for all plants — response of holomycotrophic orchid species for the future climate change. *Sci. Rep.* 7: 12704.
- Kolanowska, M. et al. (2021). Significant habitat loss of the black vanilla orchid (*Nigritella nigra* s.l., Orchidaceae) and shifts in its pollinators availability as results of global warming. *Glob. Ecol. Conserv.* 27: e01560.
- Liu, H. et al. (2010). Potential challenges of climate change to orchid conservation in a wild orchid hotspot in southwestern China. *Bot. Rev.* 76: 174–192.
- Martel, C. et al. (2016). *Telipogon peruvianus* (Orchidaceae) flowers elicit pre-mating behavior in *Eudejeania* (Tachnidae) males for pollination. *PLoS ONE* 11(11): e0165896.
- Martel, C. et al. (2019). The chemical and visual bases of the pollination of the Neotropical sexually deceptive orchid *Telipogon peruvianus*. *New Phytol.* 223: 1989–2001.
- Micheneau, C. et al. (2009). Orchid pollination: from Darwin to the present day. *Bot. J. Linn. Soc.* 161(1): 1–19.
- Micheneau, C. et al. (2010). Orthoptera, a new order of pollinator. *Ann. Bot.* 105: 355–364.
- Milet-Pinheiro, P. et al. (2015). Pollination biology in the dioecious orchid *Catasetum uncatum*: how does floral scent influence the behaviour of pollinators? *Phytochemistry* 116: 149–161.
- Mizuno, T. et al. (2014). “Double-trick” visual and chemical mimicry by the juvenile orchid mantis *Hymenopus coronatus* used in predation of the oriental honeybee *Apis cerana*. *Zool. Sci.* 31(12): 795–801.
- Morales-Linares, J. et al. (2018). Orchid seed removal by ants in Neotropical antgardens. *Plant Biol.* 20(3): 525–530.
- Nakashira, M. et al. (2018). Floral synomone diversification of *Bulbophyllum* sibling species (Orchidaceae) in attracting fruit fly pollinators. *Biochem. Syst. Ecol.* 81: 86–95.
- Nunes, C.E.P. et al. (2016). Pollination ecology of two species of *Elleanthus* (Orchidaceae): novel mechanisms and underlying adaptations to hummingbird pollination. *Pl. Biol. (Stuttg.)* 18(1): 15–25.
- O’Hanlon, J.C. et al. (2014). Predatory pollinator deception: does the orchid mantis resemble a model species? *Curr. Zool.* 60(1): 90–103.
- O’Hanlon, J.C. et al. (2014). Pollinator deception in the orchid mantis. *Am. Nat.* 183: 126–132.
- Okada, H. et al. (1996). Pollination system of *Neuwiedia veratrifolia* Blume (Orchidaceae, Apostasioideae) in the Malesian wet tropics. *Acta Phytotax. Geobot.* 47(2): 173–181.
- Oliver, F.W. (1888). On the sensitive labellum of *Masdevallia muscosa*, Rchb.f. *Ann. Bot.* 1(3–4): 237–253.
- Ollerton, J. et al. (2009). A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Ann.*

- Bot. 103: 1471–1480.
- Ollerton, J. et al. (2015). Using the literature to test pollination syndromes — some methodological cautions. *J. Pollinat. Ecol.* 16(17): 119–125.
- Ollerton, J. (2021). *Pollinators & Pollination: Nature and Society*. Pelagic Publishing, Exeter.
- Ong, P.T. (2010). A one-day affair. *Orchid Rev.* 118: 144–147.
- Ong, P.T. & O’Byrne, P. (2015). *Bulbophyllum praetervisum*, a new record of Orchidaceae for the flora of Peninsular Malaysia. *Malesian Orchid Journal* 15: 53–60.
- Ong, P.T. & Tam, S.M. (2019). Pollination notes for seven *Bulbophyllum* species (section *Ephippium*) from Peninsular Malaysia. *Malesian Orchid Journal* 23: 87–96.
- Ospina, M. (1969). Los antipolinizadores. *Orquideología* 4(1): 23–27.
- Pansarin, E.R. et al. (2015). Floral features, pollination biology, and breeding system of *Compantia coccinea* (Orchidaceae: Oncidiinae). *Flora* 217: 57–63.
- Paulus, H.F. (2019). Speciation, pattern recognition and the maximization of pollination: general questions and answers given by the reproductive biology of the orchid genus *Ophrys*. *J. Comp. Physiol. A* 205: 285–300.
- Pauw, A. (2006). Floral syndromes accurately predict pollination by a specialized oil-collecting bee (*Rediviva peringueyi*, Melittidae) in a guild of South African orchids (Coryciinae). *Am. J. Bot.* 93: 917–926.
- Peakall, R. (1990). Responses of male *Zaspilothynnus trilobatus* Turner wasps to females and the sexually deceptive orchid it pollinates. *Funct. Ecol.* 4(2): 159–167.
- Peakall, R. et al. (1987). Pseudocopulation of an orchid by male ants: a test of two hypotheses accounting for the rarity of ant pollination. *Oecologia* 73: 522–524.
- Pellegrino, G. et al. (2012). Comparative analysis of floral scents in four sympatric species of *Serapias* L. (Orchidaceae): clues on their pollination strategies. *Plant Syst. Evol.* 298: 1837–1843.
- Pellegrino, G. et al. (2017). Functional differentiation in pollination processes among floral traits in *Serapias* species (Orchidaceae). *Ecol. Evol.* 7(18): 7171–7177.
- Pemberton, R.W. (2013). Pollination of slipper orchids (Cypripedioideae): a review. *Lankesteriana* 13(1–2): 65–73.
- Pérez-Escobar, O.A. et al. (2016). Sex and the Catasetae (Darwin’s favourite orchids). *Mol. Phylogenet. Evol.* 97: 1–10.
- Pérez-Escobar, O.A. et al. (2017). Multiple geographical origins of environmental sex determination enhanced the diversification of Darwin’s favourite orchids. *Sci. Rep.* 7: 12878.
- Peter, C.I. & Johnson, S.D. (2009). Pollination by flower chafer beetles in *Eulophia ensata* and *Eulophia welwitschii* (Orchidaceae). *S. Afr. J. Bot.* 75: 762–770.
- Peter, C.I. & Johnson, S.D. (2014). A pollinator shift explains floral divergence in an orchid species complex in South Africa. *Ann. Bot.* 113: 277–288.
- Phillips, R.D. et al. (2014). Caught in the act: pollination of sexually deceptive trap-flowers by fungus gnats in *Pterostylis* (Orchidaceae). *Ann. Bot.* 113: 629–641.
- Phillips, R.D. et al. (2020). Orchid conservation: from theory to practice. *Ann. Bot.*

126: 345–362.

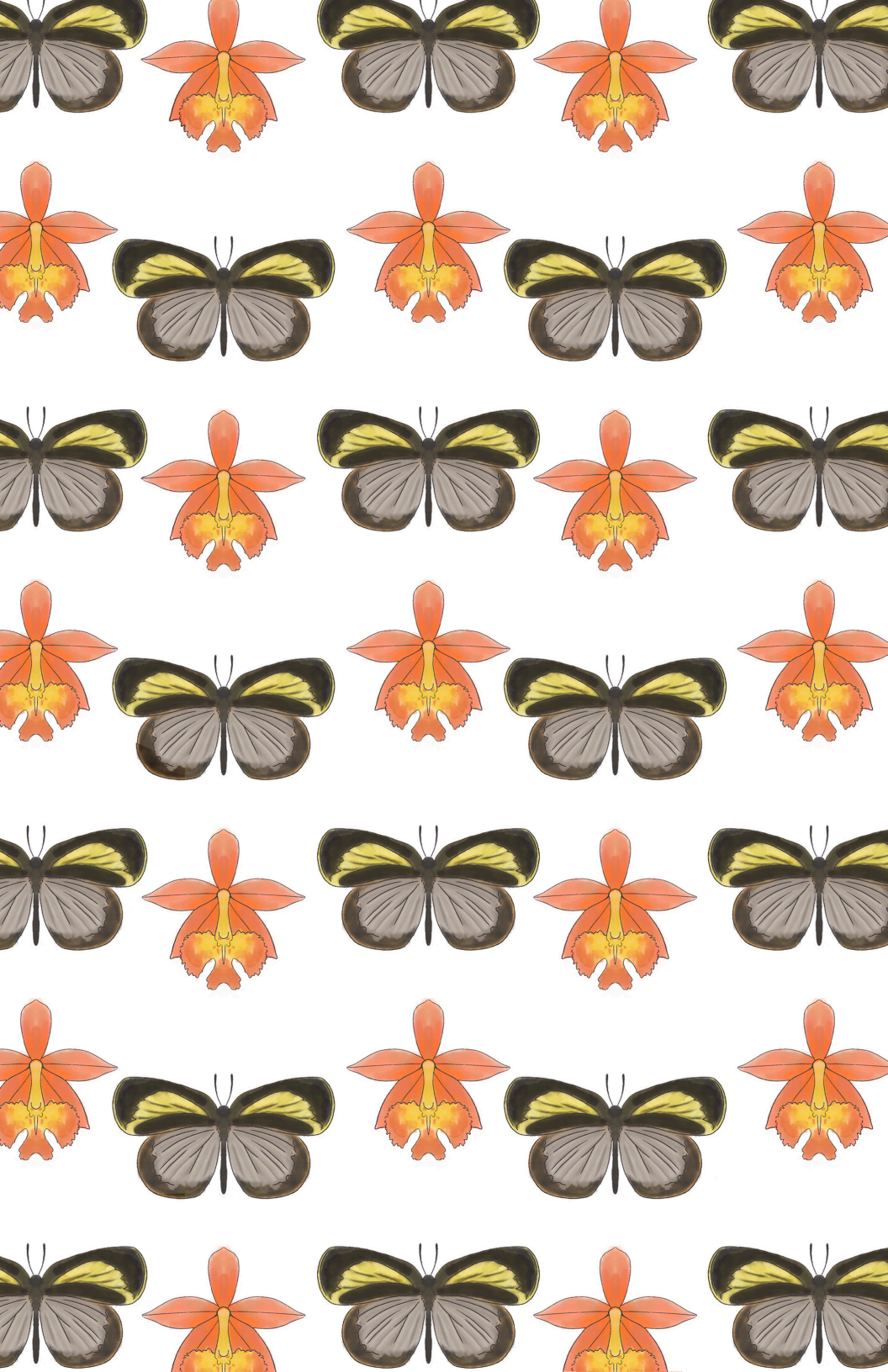
- Poinar, G. & Rasmussen, F.N. (2017). Orchids from the past, with a new species in Baltic amber. *Bot. J. Linn. Soc.* 183: 327–333.
- Potts, S.G. et al. (2010). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol.* 25: 345–353.
- Pupulin, F. & Karremans, A.P. (2008). The orchid pollinaria collection at Lankester Botanical Garden. *Selbyana* 29(1): 69–86.
- Ren, Z. et al. (2011). Flowers of *Cypripedium fargesii* (Orchidaceae) fool flat-footed flies (Platypezidae) by faking fungus-infected foliage. *PNAS* 108: 7478–7480.
- Ridley, H.N. (1890). On the method of fertilisation in *Bulbophyllum macranthum*, and allied orchids. *Ann. Bot.* 4: 327–336.
- Robbirt, K. et al. (2014). Potential disruption of pollination in a sexually deceptive orchid by climatic change. *Curr. Biol.* 24: 2845–2849.
- Roberts, D.L. & Bateman, R.M. (2007). Do ambush predators prefer rewarding or non-rewarding orchid inflorescences? *Bot. J. Linn. Soc.* 92: 763–771.
- Romero, G.A. & Nelson, C.E. (1986). Sexual dimorphism in *Catasetum* orchids: forcible pollen emplacement and male flower competition. *Science* 232: 1538–1540.
- Rosas-Guerrero, V. et al. (2014). A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? *Ecology Letters* 17: 388–400.
- Rose-Smyth, M.C. (2019). Investigating the pollination biology of a long-lived island endemic epiphyte in the presence of an adventive alien pollinator. In Proceedings of the 22nd World Orchid Conference, Guayaquil, Ecuador, 2017, Pridgeon, A.M. & Arosema, A. (eds), Asociación Ecuatoriana de Orquideología, Guayaquil, pp. 80–91.
- Rose-Smyth, M.C. (2019). Role of a sweet-toothed anole (*Anolis conspersus*) in orchid pollination. In *Anolis Newsletter VII*, Stroud, J.T. et al. (eds), Washington University, St. Louis MO, pp. 235–241.
- Scaccabarozzi, D. et al. (2018). Masquerading as pea plants: behavioural and morphological evidence for mimicry of multiple models in an Australian orchid. *Ann. Bot.* 122: 1061–1073.
- Schmid, R. & Schmid, M.J. (1973). Fossils attributed to the Orchidaceae. *Am. Orchid Soc. Bull.* 42: 17–27.
- Schmid, R. & Schmid, M.J. (1977). Fossil history of the Orchidaceae. In *Orchid Biology: Reviews and Perspectives*, Vol. 1, Arditti, J. (ed) Cornell University Press, Ithaca, pp. 25–45.
- Shigeta, K. & Suetsugu, K. (2020). Contribution of thrips to seed production in *Habenaria radiata*, an orchid morphologically adapted to hawkmoths. *J. Pl. Res.* 133: 499–506.
- Shuttleworth A. & Johnson, S.D. (2012). The *Hemipepsis* wasp-pollination system in South Africa: a comparative analysis of trait convergence in a highly specialized plant guild. *Bot. J. Linn. Soc.* 168: 278–299.
- Singer, R.B. et al. (2008). The use of orchid pollinia or pollinaria for taxonomic identification. *Selbyana* 29(1): 6–19.



- Singer, R.B. & Koehler, S. (2004). Pollinarium morphology and floral rewards in Brazilian Maxillariinae. *Ann. Bot.* 93: 39–51.
- Sprengel, C.K. (1793). *Das Entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen*. Friedrich Vieweg dem älttern, Berlin, p. 448.
- Stpiczyńska, M. et al. (2018). Nectar-secreting and nectarless *Epidendrum*: structure of the inner floral spur. *Front. Pl. Sci.* 9: 840.
- Suetsugu, K. (2018). Seed dispersal in the mycoheterotrophic orchid *Yoania japonica*: further evidence for endozoochory by camel crickets. *Plant Biol.* 20: 707–712.
- Suetsugu, K. (2019). Rain-triggered self-pollination in *Liparis kumokiri*, an orchid that blooms during the rainy season. *Ecology* 100(7): e02683.
- Suetsugu, K. et al. (2019). Thrips as a supplementary pollinator in an orchid with granular pollinia: is this mutualism? *Ecology* 100(2): e02535
- Suetsugu K. (2020). A novel seed dispersal mode of *Apostasia nipponica* could provide some clues to the early evolution of the seed dispersal system in Orchidaceae. *Evol. Lett.* 4(5): 457–464.
- Tan, K.H. & Nishida, R. (1998). Ecological significance of male attractant in the defence and mating strategies of the fruit fly pest, *Bactrocera papayae*. *Entomol. Exp. Appl.* 89: 155–158.
- Tan, K.H. & Nishida, R. (2000). Mutual reproductive benefits between a wild orchid, *Bulbophyllum patens*, and *Bactrocera* fruit flies via a floral synomone. *J. Chem. Ecol.* 26: 533–546.
- Tremblay, R.L. et al. (2005). Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biol. J. Linn. Soc.* 84(1): 1–54.
- Tsiftsis, S. & Djordjević, V. (2020). Modelling sexually deceptive orchid species distributions under future climates: the importance of plant–pollinator interactions. *Sci. Rep.* 10: 10623.
- Van der Cingel N.A. (1995). *An Atlas of orchid Pollination: European Orchids*. A.A. Balkema Publishers, Rotterdam.
- Van der Cingel N.A. (2001). *An Atlas of Orchid Pollination: America, Africa, Asia and Australia*. A.A. Balkema Publishers, Rotterdam.
- Van der Pijl, L. & Dodson, C.H. (1966). *Orchid Flowers: Their Pollination and Evolution*. University of Miami Press, Coral Gables.
- Vereecken, N.J. & McNeil, J.N. (2010). Cheaters and liars: chemical mimicry at its finest. *Can. J. Zool.* 88: 725–752.
- Vereecken, N.J. & Schiestl, F.P. (2008). Evolution of imperfect floral mimicry. *PNAS* 105: 7484–7488.
- Vereecken, N.J. et al. (2012). Pre-adaptations and the evolution of pollination by sexual deception: Cope’s rule of specialization revisited. *Proc. R. Soc. Lond. B* 279: 4786–4794.
- Wallace, A.R. (1867). Creation by law. *Quart. J. Sci.* 4: 471–488.
- Wallace, A.R. (1877). The colors of animals and plants. *Am. Nat.* 11: 641–662.
- Wallace, A.R. (1889). *Darwinism: An Exposition of the Theory of Natural Selection with Some of its Applications*. Macmillan, London.

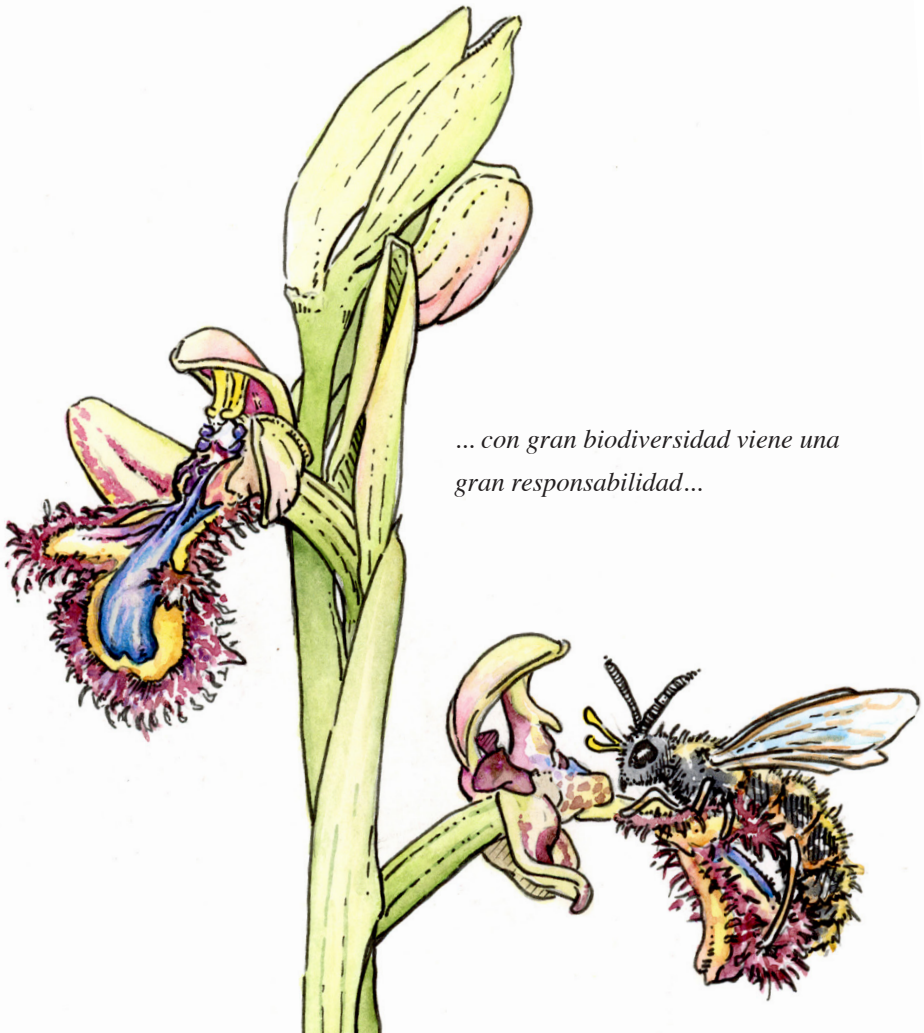
- Wang, Y. et al. (2008). The unique mouse pollination in an orchid species. *Nat Prec.* <https://doi.org/10.1038/npre.2008.1824.1>
- Wasserthal, L.T. (1997). The pollinators of the Malagasy star orchids *Angraecum sesquipedale*, *A. sororium*, and *A. compactum* and the evolution of extremely long spurs by pollinator shift. *Botanica Acta* 110: 343–359.
- Watteyn, C. et al. (2022). Trick or treat? Pollinator attraction in *Vanilla pompona* (Orchidaceae). *Biotropica* 54: 268–274.
- Watteyn, C., et al. (2023). Sweet as *Vanilla hartii*: Evidence for nectar rewards in *Vanilla* (Orchidaceae) flowers. *Flora* 303(2023): 152294
- Wilmer, P. (2014). Climate change: bees and orchids lose touch. *Curr. Biol.* 24: R1133–R1135.
- Zheng, C.C. et al. (2022). *Cypripedium lichiangense* (Orchidaceae) mimics a humus-rich oviposition site to attract its female pollinator, *Ferdinandea cuprea* (Syrphidae). *Pl. Biol.* 24: 145–156.





Esta obra está basada en el libro *Demystifying Orchid Pollination: Stories of Sex, Lies and Obsession* publicado por el autor en 2023 bajo el sello editorial del Real Jardín Botánico Kew.

Su objetivo es de llenar el vacío que existe de literatura sobre la polinización de orquídeas en idioma Español. No se trata de una traducción exacta del libro original, sino un extracto, algo reinterpretado, del mismo.



*... con gran biodiversidad viene una gran responsabilidad...*